

SÉRIE A, N° 753
N° D'ORDRE
1528

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert MIRANDE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA COMPOSITION CHIMIQUE DE LA
MEMBRANE ET LE MORCELLEMENT DU THALLE CHEZ
LES SIPHONALES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 29 gluv 1913, devant la Commission d'examen

MM. Gaston BONNIER..... *Président.*

MICHEL.....
HÉROUARD..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, 420

1913

SÉRIE A, N° 753
N° D'ORDRE
1528

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert MIRANDE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA COMPOSITION CHIMIQUE DE LA
MEMBRANE ET LE MORCELLEMENT DU THALLE CHEZ
LES SIPHONALES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1913, devant la Commission d'examen



MM. Gaston BONNIER..... *Président.*

MICHEL.....
HÉROUARD..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

—
1913

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
Doyen.....	P. APPELL, <i>Professeur.</i>	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Doyen honoraire.....	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires..	Ch. WOLF. J. RIBAN.	
	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseign ^t P. C. N.).
	JANET.....	Physique.
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
Professeurs	HAUG.....	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.....	Chimie.
	G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	Emile BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	J. PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	ABRAHAM.....	Physique.
	CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD.....	Mathématiques générales.
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	N.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.....	Histologie.
	PUISEUX.....	Mécanique et astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	HEROUARD.....	Zoologie.
	L. BERTRAND.....	Géologie.
Professeurs-adjoints..	R. PERRIER.....	Zoologie (Enseign ^t P. C. N.).
	COTTON.....	Physique.
	LESPIEAU.....	Chimie.
	GENTIL.....	Pétrographie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseign ^t P. C. N.).
	PÉREZ.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Secrétaire.....	D. TOMBECK.	

A MON MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR MANGIN

MEMBRE DE L'INSTITUT

Respectueux et très reconnaissant hommage.

R. M.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES
SUR LA
COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE
ET LE MORCELLEMENT DU THALLE
CHEZ LES SIPHONALES

Par Robert MIRANDE

AVANT-PROPOS

Avant de commencer l'exposé de mes recherches sur la membrane des Siphonales, il ne sera pas inutile de préciser en quelques mots le point de vue auquel je me suis placé et le but que je me suis proposé d'atteindre.

La composition chimique de la membrane (1) des Végétaux nous apparaît actuellement comme étant d'une grande complexité. Les travaux qui se sont poursuivis à ce sujet depuis près d'un siècle ont montré que non seulement cette composition était variable suivant le groupe de Végétaux considéré, ou même suivant les divers organes d'un Végétal donné, mais encore qu'un grand nombre de composés chimiques différents pouvaient prendre part à la formation d'une même membrane. C'est ainsi qu'une quantité de substances nouvelles ont été successivement décrites et nommées, au fur et à mesure que s'élargissait le champ des investigations et que se perfectionnait la technique des observateurs.

Toutes ces substances ne sont pas équivalentes au point de

(1) Je désignerai sous le nom de *membrane*, suivant l'usage courant et pour simplifier le langage, la membrane externe seule, abstraction faite de la membrane protoplasmique.

vue du rôle qu'elles jouent dans la constitution de la membrane.

Il nous est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de définir exactement et de préciser ce rôle, parce que nous ne savons encore que les reconnaître par la méthode analytique et que les conditions de leur synthèse et les rapports qu'elles peuvent présenter entre elles nous sont, dans la plupart des cas, inconnus. Il semble bien, cependant, que l'on puisse tout d'abord les diviser en deux catégories :

1^o Il en est, qui se rencontrent généralement accompagnées de plusieurs autres, mais dont la fréquence beaucoup plus grande dans l'ensemble du règne végétal et l'apparition dès les premiers stades de la formation de la membrane, accusent l'importance primordiale. Ce sont celles que MANGIN, auquel nous devons d'avoir apporté tant de clarté dans cette question si complexe, désigne sous le nom de *substances fondamentales*. Elles peuvent actuellement se répartir en quatre groupes :

a) Groupe de la *cellulose*, le plus anciennement connu et dont les suivants ont été successivement disjoints.

b et c) Groupe des *composés pectiques* et de la *callose*, dont le rôle dans la membrane a été mis en évidence par MANGIN dans une série de recherches s'échelonnant de 1888 à 1910 et dont on trouvera la liste dans l'index bibliographique de ce travail.

d) Enfin, plus récemment, GILSON (2), VAN WISSELINGH, SCHOLL, WESTER en ce qui concerne les *Champignons*, HEGLER et KOHL en ce qui a trait aux *Cyanophycées*, nous ont montré que la *chitine* (1) pouvait également prendre une part importante à la formation de la membrane de ces Végétaux.

2^o Le second groupe comprend des substances qui peuvent se trouver en abondance dans la membrane mais accompagnées d'une ou plusieurs des précédentes, sans jamais constituer cette membrane par elles-mêmes : ce sont les *substances accessoires*. Elles paraissent généralement être seulement surajoutées aux substances fondamentales, mais il ne serait pas étonnant que dans certains cas elles en représentassent soit des formes simples, soit des produits de transformation.

(1) ILIKEVIC ne reconnaît point là cependant de la chitine vraie mais une substance azotée spéciale qu'il nomme *mycétine*.

Telles sont, en premier lieu, les substances dites « incrustantes » qui ne se rencontrent que dans certains tissus, ou dans certaines régions de la membrane appelées à jouer un rôle spécial de protection ou de soutien : *Hadromal* et *Sphagnol* de CZAPECK (1. 2), *Subérine*, *Cutine* ou *Cutose* de FRÉMY, etc.

On peut y rattacher les phénols divers, les tanins, les résines, les matières colorantes qui imprègnent certaines membranes sans que leur rôle y soit bien déterminé.

L'*amyloïde* de SCHLEIDEN, quoique probablement voisin de la cellulose (hydrocellulose), est généralement considéré comme une substance accessoire. Il semble que l'on doive y joindre également les hydrates de carbone complexes, donnant par hydrolyse du mannose et du galactose et quelquefois des pentoses, que E. SHULZE a réunis sous le nom d'*hémi-celluloses*. On sait qu'ils se rencontrent en grande abondance dans les membranes de l'albumen de certaines Phanérogames, où ils jouent le rôle de substances de réserve. Il en a été signalé également dans la membrane de quelques algues : *Zygnema*, *Chaetophora*, *Mesocarpus* (KLEBS. 2), *Cladophora* (KARL MÜLLER); mais ils y sont toujours associés à la cellulose proprement dite, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte.

Mentionnons enfin tout un groupe de corps qui n'ont été rencontrés que dans quelques cas particuliers et sur la vraie nature desquels nous ne possédons encore que peu de données : *Lichénine*, *Fucine*, *Usnéine*, *Géasterine*, etc.

Avant d'aller plus loin, il est bon de préciser le sens exact de cette terminologie. Le caractère fondamental d'une substance ne ressort pas de l'abondance plus ou moins grande avec laquelle elle se rencontre dans une membrane donnée, mais du rôle qu'elle joue dans la formation de cette membrane. C'est ainsi que l'*hadromal*, par exemple, qui donne cependant la plupart de ses propriétés caractéristiques à une membrane lignifiée, ne sera pas considéré comme une substance fondamentale, parce qu'il est surajouté à la cellulose de la membrane primitive et subordonné à son apparition. Inversement, il se peut que dans certains cas des substances fondamentales n'apparaissent dans une membrane qu'à titre accessoire. Tel

est, par exemple, le cas de la *callose* chez les Mucorinées, où elle ne se manifeste à nous que dans la membrane des sporanges (MANGIN. 12). Mais sa grande fréquence dans le règne végétal, le rôle qu'elle joue chez les Péronosporées (MANGIN. 9), et comme nous le verrons, chez quelques Siphonales, n'en font pas moins une des substances fondamentales de la membrane.

Il faut enfin remarquer que cette classification ne saurait avoir qu'un caractère *provisoire*, et qu'il est très possible que des études ultérieures nous montrent que des corps considérés jusqu'ici comme accessoires sont en fait nécessaires à l'édification de la membrane et partant fondamentaux. Mais telle qu'elle est actuellement, elle nous permet, à l'aide d'un certain nombre de réactifs simples, d'établir une première comparaison entre les divers types de membranes et de suivre, dans une certaine mesure, les différents stades de leur formation.

Nous reviendrons plus loin sur les caractéristiques pratiques de ces substances, mais en ce qui a trait à leur composition chimique réelle, nous ne possédons, il faut le reconnaître, que des notions assez imprécises. Il est probable que, de même que l'on confondait autrefois sous le nom de cellulose une foule de corps très dissemblables, nous donnons aujourd'hui le même nom à des composés différant sensiblement les uns des autres au point de vue strictement chimique, mais qui présentent un certain nombre de réactions communes ou peuvent se ramener par l'action des bases ou des acides à un composé commun. (Exemple : l'*hydrocellulose*, dans le cas des membranes cellulosiques.)

Ce sont les chimistes qui nous ont apporté les premières certitudes à cet égard, et c'est à eux, qui seuls sont outillés pour ce travail, qu'il appartient de résoudre ce gros problème. Mais il ne s'ensuit pas que les botanistes doivent désormais se tenir à l'écart de ce genre de recherches : leur rôle est double, à mon avis. Ils peuvent, par l'examen des multiples échantillons qu'ils sont à même de rencontrer, venir en aide aux chimistes en leur signalant les substances intéressantes et les végétaux chez lesquels elles peuvent se trouver en quantités appréciables.

A leur propre point de vue, d'autre part, l'étude de ces substances, de leur mode de formation et de répartition, faite en utilisant les connaissances déjà acquises, peut, en ce qui concerne l'anatomie et la physiologie végétales, être fertile en résultats intéressants.

En abordant l'étude de la membrane des Caulerpes, je ne me suis donc pas proposé d'en faire une analyse chimique détaillée, encore moins d'y rechercher une substance nouvelle. Je me suis seulement demandé si la nature chimique de cette membrane s'écartait véritablement autant de celle de la généralité des autres algues vertes que certaines données de la littérature pouvaient le laisser penser, et s'il n'était pas possible d'y déceler une ou plusieurs substances fondamentales se rattachant aux quatre groupes énumérés plus haut.

Après avoir reconnu que cette membrane était, en majeure partie, formée de *callose* associée aux *composés pectiques* et constituait, par conséquent, un type différent de ceux qui avaient été jusque-là décrits, il était intéressant de voir si ce type ne se retrouvait pas dans les familles voisines et de comparer entre eux les résultats obtenus (1).

Il était en outre naturel de se demander si les différences de composition constatées entre les membranes, dans les divers groupes de Siphonales, ne correspondaient point à l'apparition de phénomènes dissemblables dans la formation ou l'évolution ultérieure de ces membranes. C'est ainsi que j'ai été amené à étudier plus spécialement les phénomènes de morcellement du thalle qui font l'objet de la seconde partie de ce travail.

Enfin je me suis efforcé, dans un dernier chapitre, de mettre en lumière les quelques données nouvelles que ces différentes recherches étaient susceptibles de fournir au point de vue de la classification.

Ce m'est un devoir très agréable que de remercier au seuil de cet ouvrage tous ceux qui m'ont aidé dans son accomplissement, soit par leurs conseils, soit par les échantillons qu'ils ont bien voulu me communiquer. Je tiens à témoigner de ma

(1) J'ai fait connaître les premiers résultats de cette étude dans une note présentée à l'Académie des Sciences le 10 février 1913.

gratitude toute particulière envers mes deux excellents maîtres du laboratoire de Cryptogamie du Muséum, MM. MANGIN et HARIOT, qui non seulement m'ont offert de rares conditions de travail en me permettant d'utiliser les belles collections dont ils ont la garde, mais m'ont constamment apporté le secours de leur grand savoir et leur inestimable bienveillance.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES RELATIVES A LA COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE DES SIPHONALES

CHAPITRE PREMIER

RECHERCHES SUR LA MEMBRANE DES CAULERPES

« ... La forme des êtres dont il s'agit est si particulière que je me suis décidé à les classer provisoirement parmi les plantes, laissant à un observateur plus éclairé que moi à décider à laquelle des deux grandes divisions des êtres organisés appartiennent ces êtres ambigus. »

Nous n'en sommes plus à formuler au sujet de ces algues, les réserves qu'exprimait ainsi, en 1809, LAMOUROUX, le fondateur du genre *Caulerpa*. Rangées en 1842, par J. AGARDH, dans le groupe des Siphonées (antérieurement établi par GRÉVILLE pour les genres *Codium*, *Bryopsis*, *Vaucheria* et *Botrydium*), et en 1843, par KÜTZING (2), dans son groupe des Cœloblastées, les Caulerpes ont trouvé dès lors dans la classification une place qu'ils ne devaient plus quitter.

Parallèlement aux efforts des systématiciens, se sont poursuivies de très nombreuses recherches anatomiques et physiologiques dues, en premier lieu, à l'intérêt que suscitait l'organisation particulière de ces algues, et aussi à ce fait que la structure nettement lamelleuse de leur membrane et sa rapide croissance offraient un sujet d'études commode aux botanistes engagés dans la célèbre controverse de l'apposition et de l'intussusception.

Il serait superflu de mentionner ici tous les ouvrages qui ont été consacrés aux Caulerpes : on trouvera dans l'index bibliographique la liste des principaux d'entre eux. Mais, si bien des points concernant la morphologie et la biologie de ces végétaux ont été ainsi successivement élucidés, il n'en subsiste pas moins une grande incertitude au point de vue plus

particulier de la nature chimique de leur membrane.

On me permettra d'anticiper un peu sur un point que nous étudierons avec plus de détails à la fin de ce chapitre; mais, s'il est inutile de s'attarder à la description anatomique des Caulerpes, classique depuis longtemps, il est nécessaire de définir ce que l'on doit entendre exactement par l'expression « membrane » de *Caulerpa*.

On sait que cette membrane comporte, d'une part, la *membrane proprement dite*, limitant l'appareil végétatif, et, d'autre part, les *trabécules membraneux* qui traversent en tous sens la cavité du thalle. Membrane et trabécules sont formés par apposition successive de fines lamelles facilement observables. Enfin la membrane proprement dite est revêtue, à sa partie la plus externe, d'une pellicule résistante et d'aspect un peu luisant, que l'on a fréquemment désignée sous le nom de « cuticule ».

Membrane proprement dite et trabécules se comportant de façon sensiblement analogue en présence des réactifs et des colorants, c'est cet ensemble que l'on entend généralement désigner quand on parle des propriétés de la membrane. La cuticule se met à part par une inertie plus grande vis-à-vis de ces agents chimiques.

NÆGELI (1), le premier, observa que la membrane ne se colorait pas, ou partiellement en jaune, par l'iode en présence d'acide sulfurique. Il distingue dans la membrane proprement dite deux couches différentes : la plus externe, ou « *extra-cellular substanz* », qui se colore dans ces conditions en jaune vif; la plus interne, ou « *gallerte* », qui ne manifeste aucune coloration. Nous verrons plus loin (v. p. 176) comment peut s'interpréter cette observation.

CRAMER, expérimentant le réactif cupro-ammoniacal, alors tout nouvellement décrit, sur diverses fibres et membranes végétales, observa que la membrane de *Caulerpa* n'y était pas soluble.

Ces deux observations, jointes l'une à l'autre, tendraient à faire penser que la membrane considérée n'est pas à proprement parler cellulosique, puisqu'elle ne donne pas avec ces deux réactifs les résultats que l'on s'accorde encore aujourd'hui

à regarder comme caractérisant la cellulose. Cependant SCHACHT aurait obtenu la coloration bleue à l'iode en présence d'acide sulfurique et aussi NOLL (1. p. 142) « in einzelnen Fällen », dans certains cas, par action du chlorure de zinc iodé succédant à celle de l'acide sulfurique.

Plus récemment, CORRENS, ayant repris la question de très près, tant au point de vue des propriétés chimiques de la membrane que de ses propriétés optiques, en arrive à cette conclusion qu'elle n'est certainement pas constituée par de la cellulose, au sens strict du mot, et qu'il y a là une substance encore inconnue, différente de celles qui ont été jusqu'ici signalées chez les Végétaux (loc. cit., p. 362).

« Puissent ces quelques remarques être le point de départ de nouvelles recherches chimiques! » ajoute l'auteur, non sans modestie, en terminant cette partie de son intéressant travail. Je me suis efforcé de répondre, autant que possible, à ce vœu en envisageant la question à un triple point de vue.

1^o J'ai tout d'abord cherché à m'assurer de ce que la membrane de *Caulerpa* ne renfermait pas de cellulose. Il était intéressant, en ce cas, de voir dans quelle mesure pouvait s'expliquer l'affirmation contraire d'auteurs tels que SCHACHT et NOLL.

2^o Ayant constaté l'absence de la cellulose, je me suis attaché à mettre en évidence, en m'inspirant des principes énoncés plus haut, les substances qui pouvaient entrer à titre *fondamental* dans la composition de la membrane.

3^o Je me suis enfin proposé d'étudier la répartition de ces substances dans les divers éléments de la membrane énumérés plus haut.

Ce dernier point fera l'objet d'un paragraphe spécial; on se rendra compte de ce que les deux autres ont été traités concurremment au début de ce chapitre, ce qui en facilitait l'exposition, étant donnée la méthode de recherches adoptée.

J'ai fait en effet, en premier lieu, usage de la méthode des colorants. Elle a l'avantage de pouvoir s'appliquer à l'examen de petits échantillons, tels que l'on en peut distraire des herbiers et des collections; mais, bien qu'elle rende constamment de signalés services en histologie végétale, elle

ne saurait être employée seule. Les résultats qu'elle donne ne peuvent être tenus pour certains que lorsqu'ils ont été contrôlés par l'ensemble des réactions microchimiques appropriées à chaque cas. Aussi ai-je eu soin, après l'avoir utilisée comme guide dans mes premières investigations, de faire les vérifications voulues toutes les fois que la quantité de matériel disponible me le permettait : d'où la division de ce premier chapitre.

Mes recherches ont été effectuées principalement sur une abondante récolte de *Caulerpa racemosa* (Forsk.) J. Ag. (conservée au formol) provenant de la mer Rouge et sur de nombreux échantillons frais de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour., provenant de la Méditerranée (1).

J'ai pu ensuite vérifier la généralité des résultats obtenus et la fixité des caractéristiques chimiques de la membrane en ce qui concerne le genre *Caulerpa* sur les espèces suivantes provenant de l'herbier du Muséum et choisies dans différentes séries de *Caulerpes* :

<i>C. scalpelliformis</i> (R. Br.) Ag.	<i>C. hypnoides</i> (R. Br.) Ag.
<i>C. plumaris</i> Forsk.	<i>C. paspaloides</i> (Bory) Grev.
<i>C. Freycinetii</i> Ag.	<i>C. racemosa</i> (var. <i>clavifera</i> Web.
<i>C. cupressoides</i> (var. <i>mamillosa</i> Web. v. B.)	v. B.)
	<i>C. sedoides</i> (R. Br.) Ag.

Bien que j'aie employé de préférence des coupes de stolons qui, par leur forme circulaire et la résistance plus grande qui en résulte, se prêtent mieux aux manipulations, disons tout de suite qu'il ne s'est point manifesté de divergences capitales, au point de vue microchimique, entre les différents organes de la plante. Ce qu'on va lire peut donc s'appliquer, à quelques corrections quantitatives près, à tout fragment de membrane prélevé sur les frondes, les stolons ou les rhizoïdes.

A. — RECHERCHES PAR LA MÉTHODE DES COLORANTS

1^o RECHERCHE DE LA CELLULOSE PROPREMENT DITE.

La cellulose peut être mise en évidence dans un tissu à l'aide de deux catégories de réactifs : les *réactifs iodés* d'une part, et

(1) Je suis heureux d'exprimer ici toute ma reconnaissance à M. RAPHÉLIS, pharmacien à Cannes, pour les périodiques envois de cette algue qu'il a eu la grande amabilité de m'adresser.

les colorants organiques acides de la *série azoïque* d'autre part (MANGIN. 6. 7).

a) *Action des réactifs iodés.* — Ce sont les plus anciennement connus. Leur emploi repose, on le sait, sur la transformation préalable de la cellulose, sous l'action de certains acides ou de certains sels, en *hydrocellulose* qui se colore en bleu par l'iode. Un grand nombre de composés chimiques peuvent effectuer cette transformation (MANGIN. 1. 7). L'acide sulfurique et le chlorure de zinc, introduits dans la technique végétale, l'un par SCHLEIDEN dès 1838, l'autre par NEGELI en 1858, sont encore fréquemment employés par de nombreux auteurs. Mais le réactif de choix, qui a sur le premier l'avantage de ne pas altérer les membranes cellulosiques, et sur le second celui de donner des résultats identiques et immédiats, est l'*acide iodhydrique iodé fumant*, préconisé par MANGIN (11) en 1897.

Les coupes, déposées sur la lame, sont préalablement déshydratées par quelques gouttes d'alcool absolu et soigneusement essuyées avec un fragment de papier buvard. On apporte ensuite une goutte du réactif dont l'action est presque instantanée. On enlève l'excès d'acide et l'on monte à l'acide lactique ou au chloral glycériné. Les membranes cellulosiques ont alors pris une coloration violacée qui régresse au bleu sous l'action du chloral glycériné et finit par disparaître au bout d'un temps plus ou moins long, selon les dimensions de l'échantillon traité. On peut observer la même coloration bleue en montant à l'eau ou à la glycérine, mais la décoloration est beaucoup plus rapide, et il faut, pour l'apercevoir, porter immédiatement les échantillons sous le microscope. La coloration est toujours renforcée si l'on a fait agir au préalable, sur les coupes, quelques gouttes d'une solution concentrée de potasse dans l'alcool.

Dans le cas de la membrane de *Caulerpa*, je n'ai jamais pu obtenir de coloration violette ou bleue par ce procédé. Les coupes se colorent en jaune plus ou moins rougeâtre suivant leur épaisseur; on remarque seulement, à la partie externe de la membrane, une zone sensiblement plus foncée. Mais, en outre, elles se montrent nettement altérées par le réactif et se gonflent dans les liquides de montage usuels en perdant

rapidement la couleur jaune qu'elles avaient prise (1). Si l'on a fait agir au préalable la potasse alcoolique, le gonflement causé par l'acide iodhydrique s'accroît encore davantage et la membrane finit par se gélifier entièrement dans la glycérine, le chloral glyciné, ou l'acide lactique. Si l'on monte à l'eau, la gélification est presque instantanée.

Outre l'absence de coloration bleue à l'iode, l'extrême sensibilité de la membrane vis-à-vis de l'acide iodhydrique après action de la potasse ou de la soude concentrées, est à retenir, car les membranes cellulodiques témoins sur lesquelles j'ai opéré (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*, fibres de Coton, tissus de Phanérogames) ne m'ont jamais donné, après ce traitement, de gélification totale dans l'eau, la glycérine, l'acide lactique ou le chloral glyciné, telle qu'on l'obtient avec la membrane de *Caulerpa* (2). Après emploi de l'acide iodhydrique seul, elles ne se sont jamais montrées sensiblement altérées.

J'ai tenu cependant à reprendre ces expériences avec les réactifs employés par les précédents observateurs. Le chlorure de zinc iodé abîme moins les membranes de *Caulerpes*, mais il ne m'a jamais donné qu'une coloration jaunâtre, également plus accentuée dans la zone externe. Mêmes résultats avec l'iode en présence d'acide sulfurique en variant les concentrations, mais dans ce cas se manifeste une forte gélification.

b) *Colorants de la série azoïque*. — Ils peuvent être rangés en deux groupes teignant la cellulose, l'un en bain alcalin, l'autre en bain acide.

Le premier comprend les dérivés de la benzidine, de la toluidine, etc. (*Rouge Congo*, *benzoazurine*, *rosazurine*, *azobles*, etc.). Ils se fixent sur la membrane de *Caulerpa* après action de la

(1) Cette gélification empêche, bien entendu, toute observation. Pour me rendre compte de la coloration prise par ces membranes sous l'action de l'acide iodhydrique, je me suis servi avec avantage d'huile de vaseline comme liquide de montage, à condition d'éponger avec soin l'excès de réactif.

(2) La meilleure des expériences témoins m'a été souvent, ici comme dans beaucoup d'autres cas, fournie par les petites algues cellulodiques épiphytes qui se rencontrent fréquemment sur la membrane des Siphonales et que leur fin cloisonnement permet de distinguer aisément de la membrane du support. Leur façon de se comporter vis-à-vis des divers colorants peut rendre de grands services dans les cas douteux.

potasse alcoolique, mais il faut remarquer qu'ils ne sont pas spéciaux à la *cellulose*, car ils colorent aussi la *callose*, — nous verrons plus loin que c'est à ce dernier corps qu'est due la coloration obtenue.

Les réactifs du second groupe, comprenant l'*orseilline* BB, la *crocéine brillante*, le *noir naphтол*, etc., spéciaux à la cellulose, ne teignent pas la membrane de *Caulerpa*, même après action de la potasse alcoolique.

Il est bon, pour éviter le gonflement qui survient toujours quand on plonge dans une liqueur aqueuse une coupe ayant subi l'action de la potasse alcoolique, de faire précéder l'immersion dans le colorant par un lavage soigneux à l'alcool. Enfin, dans l'appréciation des colorations qui ne sont pas toujours très vives avec certains de ces colorants, même sur des membranes cellulosiques, il faut se méfier de ce que la membrane retient fréquemment, par seule capillarité et à la suite de la dissociation des lamelles causée par la potasse, une quantité relativement grande de matière colorante. On peut obtenir ainsi des coupes qui paraissent teintées à première vue, surtout si l'on emploie de faibles grossissements. Un séjour de quelques heures dans le liquide de montage permettra facilement d'éviter les erreurs. On voit en effet, dans le cas où la membrane ne se teint pas, le colorant se rassembler dans les espaces lacuneux situés entre les lamelles; dans le cas contraire, la coloration paraîtra plutôt renforcée, par suite d'une répartition plus égale du colorant.

c) *Expérience de Noll*. — Donc, qu'il s'agisse des réactifs iodés ou des colorants organiques, ces observations concordent avec celles de NEGELI et de CORRENS et montrent, une fois de plus, que la cellulose proprement dite ne peut être immédiatement mise en évidence dans la membrane de *Caulerpa*. Il était possible, toutefois, qu'elle entrât pour une faible part dans sa composition et que cette faible quantité, masquée le plus souvent par les colorations des autres constituants de la membrane ou entraînée par leur gélification, pût quelquefois se révéler à nous en prenant, en présence d'une liqueur iodée, une légère coloration bleue : ce qui eût expliqué les affirmations de SCHACHT et de NOLL. Après un grand nombre d'essais faits

en variant les concentrations et les conditions d'action des réactifs, je crois qu'il n'en est pas ainsi, mais que l'on peut cependant s'expliquer l'apparition, dans certains cas, d'une coloration bleue dans la préparation.

En effet, les échantillons sur lesquels on opère, surtout si l'on emploie des coupes de stolons, contiennent toujours une grande quantité de substances amylacées de réserve dont on a bien du mal à se débarrasser entièrement (1). Or les auteurs opéraient en présence d'acide sulfurique qui solubilise ces substances en les hydrolysant partiellement et les entraîne, en divers sens, dans la préparation. Si l'on fait ensuite arriver la liqueur iodée, on peut obtenir çà et là des zones bleuâtres qui paraissent provenir des constituants gélifiés de la membrane, mais qui, en réalité, ont pour origine les restes du contenu cellulaire. C'est ce qui m'est apparu nettement en traitant les coupes selon le procédé de NOLL (*loc cit.*, p. 142). D'une façon générale l'acide sulfurique gonfle et rend entièrement soluble la membrane de *Caulerpa*; cependant on peut, dans certains cas, lorsque notamment les coupes ainsi traitées ont séjourné précédemment dans l'eau pure, ou si l'on fait arriver une solution iodée aqueuse avant que la gélification ne soit complète, obtenir une sorte de précipité granuleux qui n'est autre chose que l'assemblage d'une quantité de minuscules sphéro-cristaux sur la formation desquels nous reviendrons plus loin. Ce précipité paraît effectivement se colorer en bleu dans certaines régions; mais cette coloration n'apparaît jamais sur les fractions de membrane dont la structure a été conservée, mais sur les points où elle a été totalement gélifiée et où les produits de cette gélification ont pu aisément se mélanger avec les substances résiduelles amylacées du contenu. On pourrait m'objecter qu'il peut y avoir là, ainsi que NOLL « en avait l'impres-

(1) J'employais d'abord, à cet effet, le mélange d'acide chlorhydrique dilué de moitié ou du tiers et de chlorate de potasse, selon la méthode indiquée par HOFMEISTER, qui est plus efficace que l'hypochlorite, surtout s'il s'agit d'échantillons volumineux. Mais ce procédé a l'inconvénient d'altérer les membranes en attaquant les composés pectiques. J'ai obtenu de meilleurs résultats par de courts passages consécutifs dans l'eau de Javel (2 à 3 minutes) suivis de lavages à l'eau. Le traitement est naturellement plus ou moins long selon la nature, les dimensions et l'état de conservation des échantillons.

sion », une substance qui ne se manifeste à nous qu'une fois débarrassée de ses combinaisons avec les autres constituants de la membrane. Cette hypothèse est d'autant plus séduisante que nous aurons l'occasion de voir qu'elle se trouve réalisée dans le cas de plusieurs Siphonales, et notamment de *Bryopsis* que l'on considère comme assez voisin de *Caulerpa*. Mais il ne semble pas que ce soit ici le cas, car la coloration devient à peine perceptible lorsque l'on opère sur des coupes qui ont été soigneusement débarrassées de leur contenu par plusieurs passages à l'hypochlorite, ainsi qu'il a été indiqué plus haut.

2° MISE EN ÉVIDENCE DES COMPOSÉS PECTIQUES.

Leur présence en grande quantité se manifeste par de belles colorations, soit que l'on opère par la méthode de PETIT et DEVAUX, c'est-à-dire en utilisant l'absorption successive du ferrocyanure de potassium et d'un sel ferrique ou cuivrique, soit par la méthode de MANGIN (10) à l'aide du rouge de Ruthénium en milieu neutre ou alcalin.

Il faut avoir soin de bien nettoyer les coupes, parce que les substances protéiques fixent aussi, dans une certaine mesure, ces divers colorants. Après un long séjour dans la macération de HOFMEISTER qui détruit les matières azotées, les membranes, fortement altérées par dissociation des lamelles, se colorent toujours aussi nettement.

3° MISE EN ÉVIDENCE DE LA CALLOSE.

Trois groupes de colorants peuvent servir à déceler cette substance : d'abord les dérivés de la série benzidique (Rouge Congo, benzoazurine, etc.) en bain *alcalin* et surtout les bleus alcalins appartenant au groupe du triphénylméthane, désignés couramment sous le nom de *bleus solubles*, employés en bain légèrement *acide* (MANGIN. 5). Plus récemment, TSVETT a fait connaître un nouveau colorant de la callose, le *réso-bleu*, obtenu par oxydation spontanée, à l'air, de la résorcine ammoniacale.

Tous ces réactifs se fixent énergiquement sur la membrane de *Caulerpa*. La callose y est donc abondante.

Au point de vue de la commodité des manipulations et de

la conservation des préparations, l'emploi des bleus solubles est à recommander particulièrement. Les coupes, soigneusement lavées à l'eau de Javel, sont déposées sur la lame. On déshydrate au moyen de quelques gouttes d'alcool absolu, pour éviter autant que possible les phénomènes de gélification. On noie alors les coupes dans une grosse goutte de potasse alcoolique concentrée, qu'on laisse agir une à deux minutes. On lave à l'alcool, on éponge avec soin et l'on apporte le colorant, acidifié au préalable ou sur la lame même au moyen d'une goutte d'acide chlorhydrique dilué (à 1 p. 100 environ). La coloration est instantanée et se conserve pendant des années à la glycérine si l'on a eu soin de ne pas trop prolonger l'action de la potasse.

Il faut faire attention à ce que les bleus solubles ne teignent pas, au sens strict du mot, la callose exclusivement. Les matières azotées les fixent énergiquement, ainsi que les membranes lignifiées, et les membranes cellulosiques où les composés pectiques sont abondants (ce qui est ici le cas). Mais alors la coloration obtenue est *bleu marine*, c'est-à-dire peu différente de celle du colorant lui-même, tandis que les membranes callosiques se teignent en un bleu ciel *tirant un peu sur le vert* et très caractéristique par conséquent. Le plus souvent, cette coloration n'est obtenue qu'après action préalable de la potasse ou de la soude. C'est ainsi que la membrane de *Caulerpa*, par exemple, apparaît comme fortement colorée en bleu après un séjour de 5 à 10 minutes dans le bleu légèrement acide. Mais cela est dû aux composés pectiques et l'on n'obtient la coloration bleu ciel franche qu'après action de la potasse.

J'ai dit plus haut que ces colorations pouvaient se conserver pendant des années à la glycérine dans le cas des membranes callosiques : c'est encore là un moyen d'éviter les erreurs, car les colorations dues aux matières pectiques ou aux substances azotées disparaissent dans le liquide de montage au bout de peu de jours.

40 RECHERCHE DE LA CHITINE.

Cette recherche est basée sur la transformation, sous l'action

de la potasse, de la chitine en *mycosine* ou *chitosane* qui se colore en violet rouge par l'iode [GILSON. (2), VAN WISSELINGH, WESTER].

Cette réaction s'effectue en chauffant les échantillons en tubes scellés, à 180°, dans une solution de potasse concentrée. Nous avons déjà vu combien les alcalis avaient d'action sur la membrane de *Caulerpa* : elle ne résiste pas à ce chauffage et disparaît entièrement sans laisser de résidu appréciable. Elle ne contient donc pas de chitine.

5° CONCLUSIONS.

Les résultats obtenus avec les divers colorants nous amènent donc à penser en ce qui concerne les substances fondamentales :

1° Que la membrane de *Caulerpa* ne renferme de façon appréciable *ni cellulose proprement dite, ni chitine*.

2° Que les *composés pectiques* et la *callose* s'y rencontrent en grande abondance.

Les autres méthodes microchimiques vont maintenant nous confirmer ces résultats, et nous montrer, en outre, que ces deux groupes de substances entrent pour la part la plus importante dans la composition de la membrane de *Caulerpa* (1).

B. — RECHERCHES MICROCHIMIQUES PROPREMENT DITES

1° CELLULOSE.

L'insolubilité de la membrane de *Caulerpa* dans la liqueur de SCHWEITZER a été maintes fois vérifiée. Elle peut s'y con-

(1) Je ne me suis préoccupé principalement que de la recherche des substances fondamentales. Il était cependant intéressant de voir si des substances accessoires facilement décelables par les colorants, telles que l'*amyloïde*, la *lignine*, la *subérine* ou la *cutine*, n'étaient pas représentées dans la membrane de *Caulerpa*. Mais, sur des membranes débarrassées de substances azotées, je n'ai obtenu de coloration ni à l'eau iodée, ni à la fuchsine ammoniacale, ni à la phloroglucine chlorhydrique, ni à la teinture d'orcanette. Ce dernier résultat montre que la « cuticule », sur laquelle nous aurons à revenir, est d'une nature différente de celle des Végétaux supérieurs à membranes cellulosiques.

server pendant des mois, même après action de la macération de HOFMEISTER, sans que l'on puisse observer le moindre changement dans sa façon de se comporter vis-à-vis des colorants, ni recueillir le moindre précipité en étendant le liquide dans lequel elle a séjourné.

La cellulose, si elle y existait, ne pouvait donc qu'y être en très petite quantité, et l'on ne pouvait songer à l'isoler par la méthode de SCHULZE qui eût exigé d'assez longues manipulations et le sacrifice d'une grande quantité de matériel. Si l'on utilise la méthode de HOPPE-SEYLER et LANGE (chauffage à la potasse concentrée à 180°), la membrane est entièrement détruite.

On pouvait espérer de meilleurs résultats en employant le procédé plus récemment indiqué par VAN WISSELINGH, qui permet d'obtenir des préparations observables au microscope et m'a donné d'excellents résultats dans de nombreuses expériences préliminaires effectuées sur des membranes cellulosiques (*Spirogyra*, *Vaucheria*, coupes de Carotte et de Radis). Il consiste à chauffer des échantillons dans la glycérine, en tubes scellés, jusqu'à 300°. On décompose ainsi successivement les divers constituants de la membrane pour ne laisser subsister que le « squelette » cellulosique. Mais, ici encore, les résultats ont été négatifs : la membrane disparaît entièrement dans la glycérine, à l'exception de quelques fragments de la « cuticule », plus résistants, mais qui ne manifestent nullement les réactions de la cellulose.

2° COMPOSÉS PECTIQUES ET CALLOSE.

J'ai cherché ensuite à isoler et à caractériser ces deux catégories de constituants, mais on se heurte alors à de grosses difficultés d'expérience. Elles sont dues, en premier lieu, à ce que les deux composants paraissent être très intimement unis et ne peuvent être séparés que lorsque l'on a réussi à déplacer l'acide pectique de ses combinaisons par l'action des acides forts; en second lieu, à ce qu'il existe un certain parallélisme dans l'action ultérieure des liqueurs alcalines vis-à-vis de ces deux substances.

Si, par exemple, on essaye d'extraire la callose par le procédé

appliqué par M. ARNAUD à l'analyse des tissus du *Bornetina Corium* (voy. MANGIN. 14), le traitement à l'eau de brome désorganise les composés pectiques qui passent en solution dans la soude diluée en même temps que la callose.

J'avais d'abord espéré pouvoir remédier à ces inconvénients en employant le chauffage à la glycérine, préconisé par VAN WISSELINGH. Il ressort, en effet, des expériences de cet auteur que si, d'une part, les composés pectiques sont en général décomposés par un chauffage à 210°, la callose des tubes criblés résistait jusqu'à la température de 250°. On pouvait donc entrevoir la possibilité d'isoler ces deux substances par ce moyen. Mais si j'ai pu, dans des essais préliminaires sur des membranes celluloso-pectiques, voir disparaître les composés pectiques entre 210° et 220°, je n'ai pu faire subir ce chauffage à des coupes de *Caulerpa* sans les altérer au point de les rendre méconnaissables. Des expériences témoins faites avec des fragments de *Bornetina Corium*, dont la membrane, on le sait, est presque entièrement callosique (MANGIN ET VIALA. 1), m'ont montré que la callose de ce champignon commençait à se gélifier dès que l'on avait atteint une température de 200° à 205°. Il se peut que la résistance plus grande de la substance des cals soit due à des conditions physiques qui nous échappent. Mais en tout cas la membrane de *Caulerpa* se montre, sous ce rapport, plus voisine de celle du *Bornetina*, et la méthode lui est inapplicable.

Procédé Mangin. — J'ai été plus heureux en ayant recours, pour enlever les composés pectiques tout en respectant la callose, à une méthode calquée sur celle qu'avait employée M. MANGIN dans l'analyse des membranes celluloso-pectiques (8, p. 45), c'est-à-dire en déplaçant l'acide pectique de ses combinaisons par l'action d'un acide fort, dilué, puis en la solubilisant à l'aide d'une liqueur alcaline. Ce procédé m'a permis de mettre en évidence l'acide pectique et la pectose de la membrane, mais il est excessivement délicat : il faut régler soigneusement les temps de séjour des échantillons dans l'un et l'autre réactif, sinon la callose est attaquée à son tour et passe en solution.

Après d'assez longs tâtonnements, voici la manière d'opérer

qui m'a donné les meilleurs résultats. Des coupes de stolons (1), pas trop fines, nettoyées à l'eau de Javel ainsi qu'il a été indiqué plus haut, sont placées dans un tube à essai en présence d'une dissolution d'acide chlorhydrique à 5 p. 100. On porte à l'ébullition au bain-marie pendant une heure. On décante soigneusement et on lave les coupes à l'eau chaude, puis on les porte de nouveau à l'ébullition dans l'eau distillée pendant un quart d'heure pour enlever complètement les traces d'acide. On les fait ensuite bouillir pendant environ une heure et demie, toujours au bain-marie, en présence d'une solution de soude à 1,5 p. 100. Les coupes se gonflent considérablement et deviennent très fragiles : il faut surveiller de près cette dernière opération et arrêter le chauffage dès que les coupes, de blanchâtres qu'elles étaient, sont devenues assez hyalines pour qu'on puisse à peine les distinguer à l'œil. On recueille d'une part les coupes, que l'on fait encore bouillir une demi-heure à l'eau distillée pour chasser ce qui pouvait rester de pectates solubles, et la liqueur sodique d'autre part.

Cette liqueur, ramenée à la neutralité, laisse déposer un précipité gélatineux légèrement teinté de jaune et relativement volumineux, qui offre tous les caractères de l'acide pectique. On peut d'ailleurs le purifier en dissolvant l'acide pectique par l'oxalate d'ammoniaque, en le précipitant par l'acétate de chaux et enfin en reprenant par l'alcool acide ainsi qu'il a été indiqué par M. SCHLÆSING (2).

Si l'on examine alors les coupes, qui sont assez endommagées mais dont la structure est encore très reconnaissable, on voit qu'elles se colorent immédiatement en bleu ciel par les bleus solubles, ce qui montre que la callose a été en majeure partie respectée mais amenée plus près de son point de liquéfaction. Si l'on essaye le rouge de Ruthénium, on obtient encore une légère coloration, beaucoup moins forte toutefois qu'avant tout traitement, mais qui montre qu'il subsiste encore, dans la membrane, des substances de nature pectique qui ne sont point passées en solution.

(1) Il faudrait réduire les temps de cuisson si l'on opérait avec des coupes de frondes, qui sont moins résistantes.

(2) V. L. GRANDEAU, *Analyse des matières agricoles*, 2^e éd., 1883, p. 350.

Cette coloration est, selon toute vraisemblance, due à la *pectose*, insoluble (MANGIN. 8, p. 47) dans les alcalis après action des acides. On peut s'en assurer en traitant des coupes par le carbonate neutre de potasse, fraîchement préparé, qui transforme cette pectose en acide pectique. En opérant ensuite comme précédemment on n'obtient plus aucune coloration avec le rouge de Ruthénium. Cette expérience nous permet donc de nous assurer de ce que les *composés pectiques sont très abondants dans la membrane de Caulerpa* et en outre de ce qu'ils y sont représentés en majeure partie par de l'acide pectique (probablement sous forme de pectate de calcium) et aussi, mais en moindre quantité, par de la pectose.

Procédé à l'acide azotique. — La méthode que je viens d'exposer a l'inconvénient d'exiger de longues et minutieuses manipulations et de ne pas donner toujours des résultats absolument identiques avec une membrane aussi facilement décomposable par l'action des acides et des bases que l'est la membrane de *Caulerpa*. Il m'a été donné fortuitement de trouver un moyen plus simple et plus rapide d'isolement de la callose, mais qui, d'un autre côté, ne nous permet pas d'isoler l'acide pectique sous une forme aisément reconnaissable.

On sait qu'il est quelquefois assez difficile de débarrasser les échantillons d'herbier des restes de leur contenu, même par l'action du mélange acide chlorhydrique et chlorate de potasse. On peut, dans certains cas, y parvenir sans trop les détériorer, par une courte ébullition dans l'acide azotique fumant (MANGIN. 9, p. 11). En observant des coupes de *Caulerpa* ainsi traitées, je m'aperçus que, se colorant encore intensément et *directement* au bleu soluble, elles fixaient moins énergiquement le rouge de Ruthénium. Je pensai d'abord qu'il subsistait, dans les préparations, des traces d'acide qui empêchaient le colorant de prendre, mais le phénomène fut encore plus net après lavage à l'eau ammoniacale. Il ne pouvait donc s'expliquer que par la décomposition et la mise en liberté des substances pectiques (probablement sous forme de métapectates), consécutive à l'oxydation par l'acide azotique. Malheureusement cette oxydation, que je pratiquais d'abord en faisant bouillir l'acide dans un verre de montre sur la platine chauffante, aboutissait

fréquemment à la complète dissociation des coupes. Reprenant alors l'expérience de plus près, je pus, en opérant comme il suit, obtenir des coupes entièrement exemptes de composés pectiques et ne donnant plus que les réactions de la callose.

Les coupes, nettoyées ou non, sont placées dans un tube à essai en présence d'acide azotique fumant. Il est bon de les laisser macérer à froid pendant quelques minutes pour éviter le grand échauffement et la dilacération qui résulteraient de l'oxydation brusque de la masse. On place ensuite le tube dans le bain-marie que l'on maintient tiède pendant quelques instants encore, puis qu'on porte à l'ébullition pendant un quart d'heure environ. Il faut s'arrêter dès que les coupes sont devenues hyalines au point d'être difficilement reconnaissables à l'œil : à ce moment, les composés pectiques ont entièrement disparu : mais si le chauffage se prolongeait, la callose serait à son tour décomposée. On décante et on lave à l'eau tiède, dans le tube même, pour ne pas trop abimer les coupes qui sont alors excessivement fragiles. On les fait ensuite tomber dans un verre de montre contenant de l'eau ammoniacale à 50 p. 100, que l'on maintient tiède à la platine chauffante, pendant une heure environ, en agitant de temps en temps avec précaution. On lave les coupes à l'eau tiède et l'on peut se rendre compte de ce qu'elles ne fixent plus les colorants des composés pectiques mais qu'elles manifestent, par contre, la plupart des propriétés de la callose : insolubilité dans la soude ou la potasse diluées, coloration jaune à l'iode, et fortes colorations avec les bleus solubles ou les dérivés de la série benzidique.

Il faut noter, cependant, que les coupes sont devenues solubles dans la liqueur de SCHWEITZER. La substance primitive a donc peut-être subi une modification, mais l'ensemble des autres réactions microchimiques montre bien qu'il s'agit là d'un corps en tout cas très voisin de la callose. Nous verrons d'ailleurs plus loin que cette dernière substance peut, dans certaines conditions, devenir soluble dans la liqueur de SCHWEITZER (voy. p. 171).

La structure des coupes ainsi traitées étant encore, sinon parfaitement conservée, du moins très reconnaissable, il est bien évident que nous avons affaire là à une substance qui joue

un rôle fondamental dans l'édification de la membrane.

Production de sphéro-cristaux. — CORRENS a signalé la propriété que possède la membrane de *Caulerpa* de former des sphéro-cristaux relativement volumineux quand, après l'avoir soumise pendant quelques instants à l'action de l'acide sulfurique, on arrête la liquéfaction ainsi produite par l'apport d'un peu d'eau.

Ce phénomène avait certainement été entrevu par NOLL (1) chez *Derbesia* notamment, mais, faute d'opérer avec des liqueurs de la concentration voulue, il n'obtenait qu'un précipité finement granuleux qui n'attira pas autrement son attention.

Il est nécessaire, pour ce qui va suivre, d'insister un peu sur les conditions de formation de ces sphéro-cristaux.

La manière d'opérer la meilleure est, ainsi que l'a montré CORRENS, de placer l'échantillon sur la lame même dans une goutte d'acide sulfurique étendu d'un quart de son volume d'eau, puis, après l'avoir recouvert d'un couvre-objet, de guetter au



Fig. 1. — *Caulerpa racemosa*. — Sphéro-cristaux de callose après traitement des coupes par l'acide azotique.

microscope le moment où la membrane ne forme plus qu'une masse homogène par gélification et fusionnement des différentes couches constituantes, pour faire arriver un peu d'eau sous la lamelle tout en absorbant l'acide sulfurique au moyen d'un fragment de papier buvard. On voit la masse se briser

en fragments d'abord quadrangulaires et dont les contours s'arrondissent rapidement, de façon à donner de gros sphéro-cristaux tels qu'en représente la figure 1.

Si l'on arrête trop tardivement la liquéfaction, si l'acide employé est trop concentré, la matière passe entièrement en solution; si, au contraire, on fait arriver l'eau trop tôt ou trop brusquement, elle ne donne plus qu'un fin précipité formé d'une infinité de petits globulites plus ou moins enrobés dans une masse amorphe.

Il y a donc, pour la production du phénomène, un optimum de circonstances, déterminé par les proportions relatives des substances mises en présence, la durée de l'action de l'acide, et peut-être aussi la température, car il est possible que la chaleur dégagée par l'attaque à l'acide sulfurique entre également en jeu. C'est ce qui nous explique que NOLL n'ait obtenu qu'un précipité granuleux. C'est aussi ce qui nous rend compte de ce que les sphéro-cristaux soient beaucoup plus difficiles à obtenir lorsque l'on opère sur des membranes ténues au lieu des membranes relativement épaisses des stolons et des frondes de *Caulerpa*; car, moindres seront les dimensions de la membrane, plus rapidement se fera sa liquéfaction: il faudra donc opérer très hâtivement si nous voulons assister à la formation



Fig. 2. — *Caulerpa racemosa*. — Production de sphéro-cristaux dans les rhizoïdes.

des sphéro-cristaux. Il est même possible que, dans ce dernier cas, les dispositions moléculaires de la membrane ne se prêtent plus à cette formation. C'est pour ces raisons qu'ils sont plus difficiles à obtenir dans les rhizoïdes, où l'on peut cependant les voir se former (fig. 2) à condition cependant que la membrane n'y ait pas une épaisseur trop minime. Enfin les

mêmes conditions, encore mal déterminées, causent l'irrégularité avec laquelle ils semblent se produire ou ne se produire pas chez d'autres Siphonales, où il y avait cependant, comme nous le verrons, tout lieu d'escompter leur formation.

Ceci nous amène à la question qui se pose ensuite : ces sphéro-cristaux sont-ils dus à l'ensemble des constituants de la membrane ou, sinon, par lequel de ces constituants sont-ils formés?

Les sphéro-cristaux obtenus avec des membranes normales se teignent également par les colorants de la callose et ceux des composés pectiques. Il semble donc que la première de ces deux hypothèses se trouve confirmée. Mais ce fait témoigne seulement de l'intime association de ces deux substances, car si l'on opère avec des coupes où les composés pectiques ont été détruits au moyen de l'acide azotique, on obtient encore des sphéro-cristaux aussi volumineux que précédemment (fig. 1) et qui n'offrent plus que les réactions de la callose.

Étant donné que les composés pectiques sont très répandus dans le règne végétal et ont été souvent étudiés ; que le traitement à l'acide sulfurique suivi de l'adjonction d'une liqueur iodée est l'un des plus fréquemment employés dans la technique botanique et que jamais de telles formations n'ont été signalées par les auteurs dans d'autres membranes ; il y a tout lieu de penser que les sphéro-cristaux obtenus chez *Caulerpa* sont dus à la callose seule et que la double coloration obtenue dans le cas de membranes normales était due au seul fait que la callose avait, en s'agglomérant, retenu mécaniquement des traces de substances pectiques.

Mais, de même que les coupes traitées à l'acide azotique, ces sphéro-cristaux sont solubles dans la liqueur de SCHWEITZER. Il y avait là un fait qui m'avait tout d'abord arrêté, car je me demandais s'il était légitime d'appeler callose un corps qui s'écartait si nettement à ce point de vue des propriétés caractéristiques de la callose telles que les a définies MANGIN. Ce doute a été levé par l'étude comparative de la membrane du *Bornetina Corium*.

Il semble *a priori* que cette membrane, presque exclusivement callosique, doive, si notre interprétation est exacte, être très favorable à l'obtention de sphéro-cristaux. On en obtient en

effet, mais il se trouve que, par suite des conditions que j'ai signalées plus haut, il est assez difficile de voir le phénomène s'y produire. Les filaments de ce champignon sont si enchevêtrés et si riches en callose qu'il ne faut plus songer à employer des fragments tels qu'on en peut détacher avec un scalpel ou un rasoir, car, sous l'action de l'acide sulfurique, la masse s'entoure bientôt d'une sorte de magma gélatineux qui s'oppose à l'arrivée ultérieure de l'eau et ne permet la formation d'aucun globulite.

Le procédé qui m'a le mieux réussi consistait à opérer une première attaque à l'acide sulfurique sur un fragment aussi petit que possible, puis à écraser la préparation pour ne conserver que la lame ou la lamelle, suivant le cas, pour opérer ensuite une deuxième attaque sur les fragments de mycélium qui y étaient demeurés attachés. Dans ces conditions, j'ai pu obtenir de véritables sphéro-cristaux, très petits en vérité (ce qui n'est pas surprenant si l'on songe aux faibles dimensions des filaments du *Bornetina*), mais comparables à ceux que l'on obtient chez *Caulerpa* par une action trop prolongée de l'acide sulfurique.

C'était là un premier résultat, mais, ce qui plus est, si, après avoir enlevé par un petit courant d'eau toutes traces d'acide sulfurique, on apporte sous la lamelle de la liqueur de SCHWEITZER récemment préparée, en ayant soin d'en faire arriver constamment de nouvelles quantités, on voit que non seulement les fins globulites obtenus, mais encore les filaments gonflés par l'acide et transformés en une sorte de gelée, finissent par y disparaître entièrement. La callose peut donc, sous l'action des acides forts, se transformer en un corps qui en demeure très voisin par l'ensemble de ses autres propriétés mais qui est soluble dans la liqueur de SCHWEITZER.

Or on sait qu'il existe également des variétés de cellulose qui ne deviennent solubles dans le liquide cupro-ammoniacal qu'après l'action des acides, notamment chez les Péronosporées (MANGIN. 9). De même que nous désignons du même nom les celluloses qui sont directement solubles dans la liqueur de SCHWEITZER et celles qui ne le deviennent qu'indirectement, je pense que, dans l'état actuel de nos connaissances, on peut

appeler *callose* la substance qui forme les sphéro-cristaux de *Caulerpa*.

Il est intéressant de souligner avec CORRENS le fait que ces sphéro-cristaux sont nettement biréfringents et diffèrent encore, par ce caractère, de ceux que l'on peut obtenir en partant de la cellulose, selon le procédé connu de GILSON (1).

Hydrolyse microchimique. — Nous avons vu que la membrane de *Caulerpa*, soumise à l'action de l'acide sulfurique, se gélifiait rapidement. Je me suis demandé si cette gélification ne correspondait pas à une hydrolyse partielle ou totale des substances constituantes et si les produits de cette hydrolyse ne pouvaient pas être décelés sur la lame porte-objet même, par les réactifs couramment employés dans la chimie des sucres.

La difficulté consistait dans l'impossibilité de se débarrasser entièrement de l'acide sulfurique en excès qui pouvait intervenir pour gêner les autres réactions. C'est ainsi que l'on ne peut espérer aucun résultat de l'emploi de la phénylhydrazine qui est immédiatement attaquée. Mais des essais préalables effectués sur des fragments de sucres purs m'ont montré que la réaction de SELIWANOFF, qui sert à distinguer les sucres aldéhydriques des sucres cétoniques à l'aide de la *résorcine chlorhydrique*, ainsi que la réaction de l'*orcine chlorhydrique*, qui permet de distinguer les hexoses des pentoses par une coloration, rouge dans le premier cas et bleue dans le second, donnaient encore de bons résultats en présence de traces d'acide sulfurique.

Il était intéressant de voir ce qu'il résulterait de l'application de cette méthode à la membrane de *Caulerpa*.

a) *Résorcine chlorhydrique.* — Une coupe préalablement traitée par l'acide azotique, ainsi qu'il a été dit plus haut, est lavée soigneusement, puis déposée sur la lame dans une minuscule goutte d'acide sulfurique étendu d'un quart, ne dépassant pas le volume d'une tête d'épingle. La gélification commence immédiatement, on l'arrête avant que la coupe n'ait entièrement disparu, en essuyant rapidement l'acide avec un chiffon neuf plié en coin (et non un papier buvard qui laisserait des parcelles appréciables de cellulose). On noie ensuite

le tout dans une goutte d'eau distillée. On y joint une goutte d'acide chlorhydrique et quelques cristaux de résorcine, puis on porte sur la platine chauffante jusqu'à apparition de vapeurs. Il ne se manifeste aucune coloration, tandis que, dans le cas d'un fragment de *sorbose* par exemple, on obtiendrait dans les mêmes conditions un liseré d'un beau rouge orangé sur le pourtour de la goutte. Le sucre obtenu est donc un sucre aldéhydrique.

b) *Orcine chlorhydrique*. — Nous pouvons faire un pas de plus. En opérant comme il vient d'être dit, mais en apportant très peu d'eau distillée, pour ne trop étendre l'acide chlorhydrique fumant que l'on apporte ensuite, et en remplaçant la résorcine par de l'orcine, on obtient un liseré *rouge cerise* très net. Le sucre obtenu par hydrolyse de la membrane préalablement traitée à l'acide azotique est donc un *hexose*.

Si nous opérons maintenant avec une coupe nettoyée seulement à l'hypochlorite ou à la macération de HOFMEISTER, nous obtenons un liseré nettement *violacé*.

Si l'on se rappelle que la *callose* donne par hydrolyse, comme la cellulose, du *glucose* (MANGIN. 14) et que d'autre part les composés pectiques fournissent de l'*arabinose*, les réactions précédentes s'expliquent parfaitement et la coloration violacée obtenue dans le second cas est due à la présence de groupements en C⁵ surajoutés à l'hexose que nous avons décelé précédemment. On voit donc que cette méthode, sans être suffisante pour caractériser à elle seule les corps obtenus, vient cependant confirmer pleinement les résultats auxquels nous étions déjà arrivés par des moyens différents.

Conclusions. — Je n'ai pas cru devoir pousser plus loin ce genre de recherches qui eussent exigé avant toutes choses un matériel plus abondant que celui dont je disposais et qui m'eussent par trop amené dans le domaine de la chimie pure. Je crois cependant que les résultats qui précèdent, joints à ceux de l'analyse pour la méthode des colorants, me permettent de conclure avec certitude :

1° Que la cellulose proprement dite n'existe pas en quantité appréciable dans la membrane de *Caulerpa*.

2° Que la *callose* et les composés pectiques (parmi lesquels la

pectose et l'acide pectique peuvent être reconnus) y jouent le rôle de *substances fondamentales*.

La callose a été signalée par MANGIN (5. 6. 10. 14) chez un grand nombre de Végétaux. En ce qui concerne les Phanérogames, je rappellerai sa présence dans le cal des tubes criblés, la paroi des cellules mères des grains de pollen et les bouchons qui obturent souvent la lumière des tubes polliniques. Elle est plus fréquente encore chez les Thallophytes, où elle peut notamment contribuer à former la membrane de l'appareil végétatif (Péronosporacées) ou de certains organes reproducteurs (Mucoracées). Mais dans tous les exemples donnés jusqu'ici elle se trouvait, soit associée à la cellulose, soit isolée dans certains organes où sa liquéfaction ultérieure lui permettait de jouer un rôle spécial. Chez *Caulerpa* elle se rencontre dans la totalité de la membrane *unie seulement aux composés pectiques* C'est là un *type nouveau de constitution chimique de la membrane chez les Végétaux*. Nous verrons, dans le prochain chapitre, jusqu'à quel point il peut se retrouver dans la série des Siphonales.

3^o Il faut enfin signaler comme une propriété nouvelle de la callose la faculté de former des sphéro-cristaux biréfringents après hydrolyse partielle par l'acide sulfurique.

C. — RÉPARTITION DE LA CALLOSE ET DES COMPOSÉS PECTIQUES DANS LES DIVERS ÉLÉMENTS DE LA MEMBRANE DE CAULERPA.

Pour la commodité de l'exposé, nous avons considéré jusqu'ici la membrane (membrane proprement dite et trabécules) comme formant un tout homogène : nous allons voir maintenant dans quelle mesure il était légitime de le faire.

1^o MEMBRANE PROPREMENT DITE.

Il ne m'a jamais été donné de trouver la callose ou les composés pectiques répartis indépendamment les uns des autres dans l'épaisseur même de la membrane. Cependant, si l'on vient à éliminer les composés pectiques, soit par le procédé MANGIN, soit par l'acide azotique, ou simplement à déplacer l'acide pectique de ses combinaisons par un séjour prolongé dans la macé-

ration de HOFMEISTER, on peut voir, sous le poids du couvre-objet, les différentes lamelles s'effondrer en glissant les unes sur les autres à la façon d'une pile d'ardoises. On pourrait en inférer que ces lamelles sont maintenues les unes contre les autres par un ciment pectique. Mais ce n'est là qu'une hypothèse qu'il m'a été impossible de vérifier directement, même en employant de forts grossissements, par suite de la façon énergique dont les colorants des substances pectiques se fixent dans toute la membrane.

Zone cuticulaire et couche cuticulaire. — Il en est autrement si nous étudions, non plus la disposition particulière des deux constituants, mais leur présence globale. On constate alors, que l'on emploie les réactifs iodés, les bleus solubles ou le rouge de Ruthénium, la présence, à la partie externe de la membrane, d'une zone beaucoup plus intensément colorée pouvant atteindre une

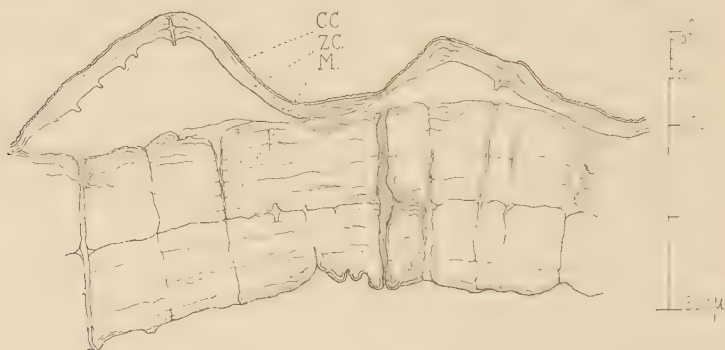


Fig. 3. — *Caulerpa racemosa*. — Portion d'une coupe de stolon âgé, après action de la potasse alcoolique concentrée : CC, couche cuticulaire ; ZC, zone cuticulaire ; M, membrane proprement dite.

vingtaine de μ d'épaisseur dans des coupes de stolons. Elle se distingue également du reste de la membrane par une résistance plus grande aux divers agents chimiques, acides ou bases, et l'on peut facilement la mettre en évidence en soumettant les coupes, par exemple, à l'action de la potasse alcoolique ; on la voit alors se soulever et se séparer des couches demi-gélifiées de la préparation, ainsi que le représentent les figures 3 et 4.

NÆGELI (1) avait déjà remarqué les propriétés particulières de cette région de la membrane qu'il avait désignée sous le nom d'« Extracellular-substanz ». Il semble bien aussi que ce

soit là ce que beaucoup d'auteurs ont considéré comme la « cuticule » de la plante. Cependant, si l'on emploie des réactifs plus énergiques, comme l'acide iodhydrique ou l'acide sulfurique étendu du quart, on voit cette zone disparaître pour ne plus laisser subsister qu'une mince pellicule de l'ordre du μ qui représente la couche la plus externe de la membrane *et qui se colore encore nettement au rouge de Ruthénium et aux bleus solubles*. Enfin, cette pellicule se désagrège à son tour par l'action de l'acide sulfurique concentré ou une ébullition suffisamment prolongée dans l'acide azotique. On a donc l'impression d'être en présence de différences d'ordre *physique* et non plus chimique, d'une sorte d'état pour ainsi dire aggloméré de la substance qui vient accroître à ce niveau la résistance de la membrane.

L'extrême couche cuticulaire, telle qu'on l'obtient après l'action de l'acide sulfurique, fixe beaucoup plus énergiquement les colorants des composés pectiques que ceux de la callose : il en est de même de la zone cuticulaire, bien que le dernier de ces corps y soit encore décelable. Remarquons que cette accumulation des composés pectiques dans les couches les plus externes de la membrane n'est pas un fait isolé chez les algues : elle a été signalée par SAUVAGEAU notamment, chez *Ectocarpus fulvescens*, et s'est trouvée générale chez toutes les Siphonales et les Siphonocladiales que j'ai eu l'occasion d'examiner. Ce fait n'est pas sans présenter d'analogies avec le phénomène de concrétion du pectate de chaux à la périphérie des membranes de certains végétaux cellulaires, qui aboutit à la formation des cadres et ornements étudiés par MANGIN (8).

Il faut noter, en outre, qu'il apporte une présomption de plus en faveur de l'hypothèse de cet auteur suivant laquelle la *cuticule* elle-même des végétaux supérieurs serait d'origine pectique et due à une transformation ultérieure de ces substances (9. p. 41).

Dans le cas qui nous occupe, toutefois, étant donné que les réactions caractéristiques de la *cutine* proprement dite ne peuvent être obtenues, j'estime qu'il serait préférable de remplacer le mot de *cuticule* par celui de *couche cuticulaire* pour désigner la couche la plus externe de la membrane, celle qui

donne à la plante l'aspect vernissé qui se manifeste à première vue; en appelant *zone cuticulaire* la région « renforcée » qui se trouve immédiatement en dessous.

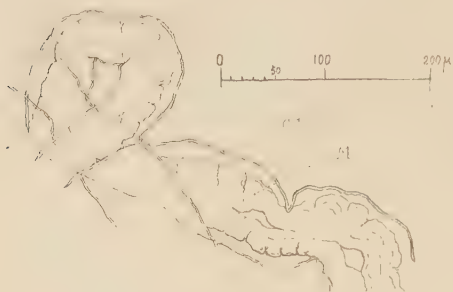


Fig. 4. — *Caulerpa racemosa*. — Rhizoïdes traités par la potasse alcoolique. La membrane proprement dite, M, très gonflée, s'est séparée de la couche cuticulaire CC.

La couche cuticulaire revêt entièrement la plante dans toutes ses parties; on la retrouve dans les rhizoïdes où elle se laisse aisément séparer par la seule action de la potasse alcoolique (fig. 4). La zone cuticulaire, par contre,

n'existe pas dans les rhizoïdes les plus fins, ni d'une façon générale dans les organes jeunes de la plante; elle se trouve surtout bien développée dans les frondes adultes et les stolons.

2° TRABÉCULES.

Ils sont en partie formés, comme la membrane proprement dite, par apposition successive de lamelles concentriques. Ces lamelles se comportent vis-à-vis des colorants de la même façon que celles de la membrane, tout en étant plus sensibles à l'action des acides et des bases : ce qui est probablement dû à ce qu'elles ont une épaisseur moindre. Mais, sauf dans les parties les plus jeunes de la plante, les trabécules n'ont pas une structure absolument homogène. Si l'on plonge une coupe dans l'acide sulfurique étendu d'un quart et que l'on suive au microscope la marche de la gélification, on voit d'abord les différentes lamelles se gonfler et disparaître successivement, puis, avant que la préparation ne soit entièrement détruite, l'attaque subit un temps d'arrêt. Les trabécules sont alors réduits à un lavis de filaments très ténus (de l'ordre du μ), qui en occupaient primitivement la région centrale et pouvaient s'y trouver réunis en faisceaux, par anastomoses successives des gaines enveloppantes.

On peut se rendre compte de cette disposition par l'examen

de la figure 3. L'échantillon A a été traité par le procédé MANGIN décrit plus haut, l'échantillon B par la cuisson à la glycérine vers 220°. Dans les deux cas l'élimination des composés pectiques n'avait pas été complète, ils s'étaient rassem-

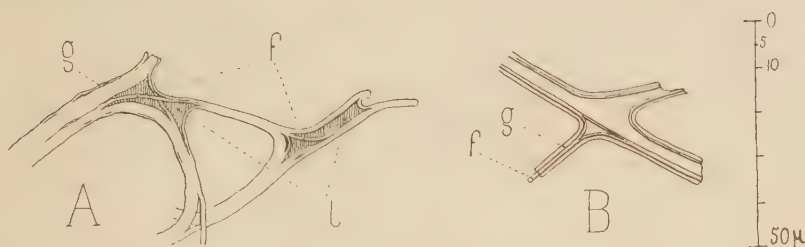


Fig. 3. — *Caulerpa racemosa*. — Structure des trabécules âgées : *f*, filaments axiaux ; *g*, gaines d'accroissement. Les composés pectiques se sont rassemblés dans les espaces lacunaires *l*.

blés dans les espaces lacunaires subsistant entre les gaines gonflées. En faisant arriver du rouge de Ruthénium sous la lame on pouvait alors distinguer, sur le fond fortement coloré, de minces filaments incolores que j'appellerai les *filaments axiaux*. On peut également les mettre en évidence par l'ébullition à l'acide azotique. Ils sont donc plus résistants aux divers agents chimiques que le reste du trabécule. Cependant, comme pour la cuticule, il n'y a là probablement qu'une différence d'ordre physique, car ils manifestent toujours les réactions de la callose, et l'on peut, si l'action des réactifs n'a pas été poussée aussi loin que dans les expériences précédentes, y déceler aussi la présence des composés pectiques.

Ces filaments axiaux représentent vraisemblablement les trabécules initiaux qui ont été peu à peu enrobés et soudés les uns aux autres par les lamelles d'accroissement successives. Mais il faut noter que les trabécules jeunes, où l'on reconnaît la présence des mêmes constituants, sont loin de présenter la même résistance aux agents chimiques. Nous pouvons donc conclure qu'il se passe là un phénomène un peu analogue à ce qui se passait pour la membrane proprement dite : *les parties les plus âgées y deviennent peu à peu les plus résistantes*.

Il faut ajouter que la substance qui forme les filaments axiaux ne rappelle que de loin celle de la couche cuticulaire,

car elle est désagrégée bien avant elle par les solutions alcalines concentrées ou les acides forts.

3° POINT D'INSERTION DES TRABÉCULES.

En partant de ces données, il était intéressant d'étudier les rapports des trabécules avec la couche cuticulaire (fig. 6). On sait en effet que NOLL (2), se basant sur des expériences effectuées soit avec l'eau iodée, soit avec divers colorants, considère que les trabécules peuvent jouer un rôle dans l'absorption des substances minérales par la plante et contribuer ainsi à la nutrition du réseau protoplasmique qui les recouvre. Pour JANSE (4), d'autre part, ils n'auraient qu'un rôle purement mécanique et empêcheraient la membrane de se déformer sous



Fig. 6. — *Caulerpa prolifera*. — Portion d'une coupe de fronde montrant l'insertion du filament axial, *f*, sur la couche cuticulaire, *c*; *la*, lamelles d'accroissement.

l'influence de la turgescence.

Si l'hypothèse de NOLL est conforme à la réalité, il semble bien que nous devons trouver au point d'insertion des trabécules une diminution dans l'épaisseur de la couche cuticulaire, peu favorable aux phénomènes d'absorption; si, au contraire, les trabécules sont de simples organes de renforcement de l'appareil végétatif, il serait logique que la couche cuticulaire fût, sinon renforcée, du moins aussi épaisse que partout ailleurs en ce point.

Je me suis adressé, pour cette étude, à des coupes prélevées sur des frondes de *Caulerpa prolifera*.

Si l'on considère des trabécules assez âgés, on peut se rendre compte de leur mode d'insertion en traitant les coupes par l'acide sulfurique étendu du quart. On voit, comme il a été dit plus haut, disparaître successivement les lamelles des trabécules, puis les filaments axiaux. Il ne reste alors, pendant un nouveau temps d'arrêt, que la couche cuticulaire et, sur une longueur de quelques μ , la portion des filaments axiaux qui en est immédiatement voisine: ce qui fait ressembler les fragments de membrane à de minuscules planches traversées d'une

quantité de petits clous. L'analogie est d'autant plus frappante, au premier abord, que chacun des filaments est entouré à son point d'attache d'un cercle hyalin simulant la tête du clou. Mais en regardant les membranes de profil, aux points où elles se sont repliées sous l'action de l'acide, on s'aperçoit que ce cercle n'est que la trace d'un cône formé à ce niveau par l'enfoncement de la couche cuticulaire dans les lamelles sous-jacentes.

Peu à peu, les filaments axiaux disparaissent entièrement et



Fig. 7. — *Caulerpa prolifera*. — Fragment de la couche cuticulaire d'une fronde, montrant les cônes d'insertion des trabécules. (Traité par l'acide sulfurique étendu de 1/4.)

la couche cuticulaire, qui subsiste alors seule et résiste désormais à l'action du réactif, nous apparaît comme trouée d'un grand nombre de petits renforcements coniques (fig. 7). *Il y a donc interruption de cette couche cuticulaire au niveau du point d'insertion des trabécules*, et ceci vient fournir un nouvel argument en faveur de l'hypothèse de NOLL.

Mais, d'autre part, si l'on examine de profil ces petits cônes sur des préparations colorées au rouge de Ruthénium, qui les teint énergiquement, on remarque à l'aide de forts grossissements (immersion 1/12) qu'à chacun d'eux correspond un léger épaissement de la couche cuticulaire. Les dessins faits à la chambre claire sont peu démonstratifs, vu les faibles dimensions de toutes ces formations : je me suis efforcé d'en

donner une idée, toutes proportions gardées, dans le schéma ci-joint (fig. 8).

On voit donc que les deux hypothèses signalées plus haut

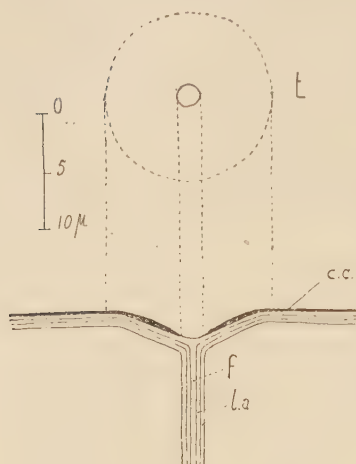


Fig. 8. — *Caulerpa prolifera*. — Cône d'insertion d'un trabécule : *t*, trace horizontale du cône ; *cc*, couche cuticulaire ; *f*, filament axial ; *la*, lamelles d'accroissement. (Schématisé en doublant les données fournies par l'observation à l'immersion au 1/12.)

s'accordent également avec les faits mis en lumière par l'étude anatomique de la membrane et que, si d'une part l'absorption est favorisée par la disparition de la couche cuticulaire dans la région centrale du point d'insertion, de l'autre, une résistance plus grande à l'arrachement y est assurée par l'épaississement des surfaces latérales du cône d'insertion.

Je me suis attardé à la description de ces dispositions de détail plus longuement peut-être que le sujet ne semblait le mériter au premier abord. On remarquera cependant l'importance que présente au point de

vue de la physiologie de la plante la confirmation de la théorie de NOLL. Les *Caulerpes* sont, à ma connaissance, le seul exemple de Végétaux où le protoplasme se présente en une masse *continue* de proportions aussi grandes. Le rapport entre la surface d'absorption et le volume total de la plante y paraîtrait excessivement réduit si l'on supposait que l'apport des substances minérales se faisait exclusivement par la voie des couches protoplasmiques superficielles. De plus, le revêtement vernissé protecteur que forme la couche cuticulaire à la partie externe de la membrane ne semble guère favorable à l'accomplissement des phénomènes d'osmose à ce niveau.

L'étude anatomique que nous venons de faire nous permet d'envisager les choses tout autrement. La couche cuticulaire est littéralement criblée de petites ouvertures qui sont autant de voies ouvertes à l'absorption des sels contenus en solution dans l'eau de mer. Ces sels peuvent cheminer par la voie

des trabécules ainsi que le faisaient les colorants de NOLL jusqu'à une certaine profondeur dans le thalle lui-même. Les mouvements protoplasmiques continus qui règnent le long de ces organes peuvent les transporter ensuite dans toutes les portions de la plante. Il n'est plus étonnant, dès lors, que le protoplasme puisse prospérer sous cette forme ramassée qui nous surprend au premier abord, alors que, à ne considérer que les autres Siphonales, son laminage et son fractionnement en petites masses semblaient lui créer de meilleures conditions de végétation.

En résumé, chez ces algues curieuses, l'augmentation de la surface par rapport au volume a été réalisée *en dedans*, à l'inverse des autres Végétaux où le même but a été atteint par des proliférations *externes* de toute sorte. Ceci n'empêche nullement d'ailleurs que les trabécules puissent, en même temps, jouer vis-à-vis de la turgescence le rôle que leur attribue JANSE, dont les expériences à cet égard sont très démonstratives.

Il me reste à signaler que, si la perforation de la couche cu-



Fig. 9. — *Caulerpa racemosa*. — Algue parasite insérée entre les lamelles de la membrane : on remarquera que l'attaque a débuté au point d'insertion d'une trabécule.

ticulaire a pour la plante les avantages que nous venons de voir, elle n'est pas sans présenter quelques inconvénients. Ces zones moins défendues sont des portes ouvertes à tous les parasites qui menacent sans cesse les Végétaux et surtout les Végétaux marins. On y trouve souvent fixées de petites algues épiphytes qui prolifèrent ensuite aisément en s'insérant entre les lamelles successives de la membrane. La figure 9 en est un

exemple des plus nets. Ces parasites, dont les parties externes avaient toujours été plus ou moins endommagées par les diverses manipulations, n'ont malheureusement pas pu être déterminés.

CHAPITRE II

RECHERCHES SUR LA MEMBRANE DES AUTRES SIPHONALES

Mes recherches ont été effectuées sur un certain nombre d'espèces choisies parmi les principaux représentants des diverses familles; tous échantillons de détermination certaine, provenant de l'herbier du Muséum ou gracieusement communiqués par les auteurs.

J'ai suivi la méthode que j'avais précédemment appliquée à l'étude de la membrane de *Caulerpa*; mais ayant souvent ici à examiner des échantillons d'herbier, desséchés depuis longtemps, je me suis vite aperçu qu'il fallait, au préalable, laisser les membranes reprendre un certain degré d'hydratation pour avoir des résultats comparables avec les colorants. Une macération de vingt-quatre heures dans l'eau, suivie d'un séjour égal dans le mélange eau-alcool-glycérine, se sont en général montrés suffisants.

Je me suis basé, dans cette étude, sur la classification publiée par WILLE en 1910 dans les suppléments des Pflanzen-Familien d'ENGLER et PRANTL. J'ai donc considéré, d'après cet éminent algologue, les Siphonales comme formant un groupe à part dans l'ensemble des autres algues vertes et je me suis surtout attaché à comparer entre eux les divers types de constitution de la membrane que j'y avais rencontrés. Étudier en détail les relations que ce groupe peut présenter avec les groupes voisins m'eût entraîné trop loin du plan que je m'étais tracé. Je dois cependant signaler qu'ayant eu l'occasion d'examiner la membrane d'un assez grand nombre d'algues vertes, Conjuguées, Protococcacées, Oedogoniacées, et particulièrement *Siphonocladiales*, j'y ai toujours trouvé de la cellulose vraie, à la différence, comme on le verra, de ce qui résulte de mon étude sur la plupart des Siphonales.

En ce qui concerne les Codiacées, j'ai suivi la nomenclature spécifique de A ET E. S. GEPP, dont les travaux, poursuivis depuis un certain nombre d'années, font autorité en la matière. J'ai conservé toutefois l'ancienne division de la famille en Codiées et Udotées seulement, division qui est assez commode et répond, comme nous le verrons, à un ensemble de caractères communs au point de vue de la composition de la membrane.

Je diviserai donc le groupe des Siphonales ainsi qu'il suit :

<i>Caulerpacées.</i>		<i>Codiacées.</i> {	Codiées.
<i>Bryosidacées.</i>			Udotées.
<i>Derbesiacées.</i>		<i>Vaucheriacées.</i>	
		<i>Phyllosiphonacées.</i>	

Les résultats obtenus, à part quelques exceptions que nous relèverons en leur temps, permettent d'y considérer trois types différents de composition chimique de la membrane.

1° UDOTÉES. — C'est la seule série, dans les cinq dernières familles, qui m'ait montré d'une façon constante la composition *calloso-pectique* de la membrane avec absence de cellulose en quantité appréciable, telle que nous l'avons rencontrée chez les *Caulerpacées*. Voici la liste des échantillons examinés :

<i>Chlorodesmis comosa</i> Bail. et Harv.		<i>Halimeda Opuntia</i> (L.) Lamour.
<i>Avrainvillea lacerata</i> (Harv.) J. Ag.		— <i>Tuna</i> (Ell. et Sol.) Lamour.
<i>Cladocephalus scoparius</i> Howe.		<i>Rhipocephalus oblongus</i> (Dcne.)
<i>Penicillus capitatus</i> Lamk.		Kütz.
<i>Tydemania Expeditionis</i> Web. v. B.		<i>Flabellaria petiolota</i> Trevisan.
		[= <i>Udotea Desfontainii</i> (Lam.) Dcne.]

La callose paraît seulement être un peu moins abondante chez *Halimeda Opuntia* que dans les autres espèces, mais ses réactions sont encore très nettes cependant.

2° BRYOPSIDACÉES, DERBESIACÉES, CODIÉES. — Espèces examinées :

<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag.		<i>Derbesia tenuissima</i> (De Not.) Crouan.
— <i>duplex</i> De Not.		<i>Codium Bursa</i> (L.) Ag.
<i>Pseudobryopsis myura</i> (J. Ag.) Berth.		— <i>tomentosum</i> (Huds.) Stack.
<i>Derbesia Lamourouxii</i> (J. Ag.) Solier.		<i>Pseudocodium de Vriesii</i> (Web. v. B.)

A l'exception de *Pseudobryopsis* et de *Pseudocodium*, sur lesquels nous reviendrons ensuite, les autres espèces m'ont montré des caractères communs et assez constants.

Les *composés pectiques* y sont toujours très abondants, la *callose* assez abondante, mais dans ce groupe apparaît un troisième constituant : la *cellulose*.

Ce corps existe ici en si faible quantité que sa présence peut passer inaperçue si l'on cherche à le caractériser par l'action de l'acide iodhydrique iodé fumant précédée de celle de la potasse alcoolique. Nous avons vu, en effet, que dans ces conditions les membranes calloso-pectiques devenaient immédiatement solubles dans les liquides de montage. La petite quantité de cellulose qui existe ici ne suffit pas à arrêter cette liquéfaction qui rend impossible toute réaction colorante. Mais, si l'on vient à traiter les membranes par l'acide iodhydrique iodé seul, ou par le chlorure de zinc iodé, ou encore par action successive de l'iode et de l'acide sulfurique, on voit alors apparaître une coloration qui peut être nettement violette (*Bryopsis*) ou d'un rouge plus ou moins violacé (*Derbesia*, *Codium*), ce qui ne se produisait pas avec la membrane des Caulerpes ou des Udotées examinées.

Ce n'est pas là, à vrai dire, la réaction caractéristique de la cellulose en présence des réactifs iodés; mais cela est dû, à mon avis, à la grande abondance des composés pectiques et de la callose qui, se colorant en jaune pouvant aller jusqu'à l'orangé rougeâtre, masquent la réaction bleue de la cellulose et donnent avec elle du violet. D'ailleurs, pour des raisons difficilement explicables, j'ai toujours vu, en faisant arriver de l'eau sur les préparations obtenues de la façon qui précède, cette coloration virer au *bleu violet* franc pendant quelques instants, pour disparaître bientôt après.

En outre, ces membranes se teignent, après action de la potasse cette fois, par les colorants de la série azoïque du groupe de l'*orseilline*, spéciaux, comme on le sait, à la cellulose. Enfin si l'on fait séjourner les échantillons pendant quelques jours dans la liqueur de SCHWEITZER récemment préparée, en ayant soin de renouveler fréquemment le solvant, toutes ces colorations sont fortement atténuées et peuvent même disparaître complètement.

Il semble donc bien que la cellulose entre dans la composition de ces membranes. Cependant, quand on essaye de l'isoler

par l'action successive des acides et des liqueurs alcalines ou par le chauffage à 300° dans la glycérine, on s'aperçoit que la membrane disparaît complètement sans laisser de résidu appréciable. Peut-être faut-il voir là une héli-cellulose? Il me semble plus naturel de conclure, étant donné que cette substance manifeste les réactions colorantes caractéristiques de la cellulose, que c'est bien ce dernier corps qui existe dans les membranes considérées, mais qu'il s'y trouve en proportions insuffisantes pour conserver à ces membranes leur structure lorsque l'on a détruit ou enlevé les autres constituants. Ainsi se trouve expliquée et en partie corroborée l'observation de NOLL (1. p. 142) qui, traitant les membranes de *Derbesia* et de *Bryopsis* successivement par l'acide sulfurique et le chlorure de zinc iodé, avait « l'impression que la membrane de ces algues était formée de deux substances : l'une colorée en bleu par le chlorure de zinc et pouvant être extraite par l'action de l'acide sulfurique, et l'autre grossièrement grenue, qui se colore en jaune rougeâtre par le chlorure de zinc ». Seulement cette dernière portion correspond, en réalité, à deux groupes de substances différentes, callose et composés pectiques, ce qui porte à trois le nombre de sortes de constituants principaux de la membrane.

Les réactions sont, dans l'ensemble, très comparables en ce qui concerne *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*; il se manifeste cependant quelques différences de détail :

La callose et la cellulose sont beaucoup plus abondantes chez *Bryopsis* et *Derbesia* que chez *Codium*, où les composés pectiques paraissent jouer le rôle principal. Entre les deux premiers genres même, on peut se rendre compte de ce que la membrane de *Bryopsis* est teinte beaucoup plus facilement par les divers colorants que celle de *Derbesia*, que l'on ne parvient souvent à colorer qu'après une action prolongée des acides et de la potasse alcoolique (notamment chez *Derbesia tenuissima*). Enfin, pour le même genre *Codium*, la membrane de *C. Bursa* apparaît comme beaucoup plus riche en callose que celle de *C. tomentosum* où elle ne se montre réellement abondante qu'au niveau des épaississements annulaires et des renforcements terminaux de la membrane, qui forment comme une

calotte à la face externe des filaments de la zone « corticale ».

On voit donc que, s'il y a *analogie*, il n'y a pas *identité* dans la nature chimique de ces membranes; mais les différences deviennent d'ordre bien supérieur si nous considérons les genres *Pseudocodium* et *Pseudobryopsis*. Il ne m'a pas été possible, en effet, de déceler la moindre trace de cellulose dans le premier. Si elle existe dans le second, cela ne peut être qu'en quantité excessivement faible. On obtient bien par l'iode et par l'acide sulfurique une coloration légèrement violacée, mais je n'ai pas pu obtenir, comme dans les autres cas, la régression bleue de cette coloration.

La callose et les composés pectiques, par contre, s'y sont montrés très abondants, et il existe, au point de vue de la teneur en callose, une différence considérable entre le genre *Codium* et le genre *Pseudocodium*.

3° VAUCHERIACÉES, PHYLLOSIPHONACÉES. — J'ai eu l'occasion d'examiner :

<i>Vaucheria sessilis</i> (Vauch.) D. C.	<i>Vaucheria piloboloides</i> Thur.
— <i>ornithocephala</i> Ag.	<i>Dichotomosiphon tuberosus</i> (A. Br.)
— <i>hamata</i> (Vauch.) Lyngb.	Ernst.
— <i>geminata</i> (Vauch.) D. C.	<i>Dichotomosiphon pusillus</i> Collins (1).
— <i>Thureti</i> Woron.	<i>Phyllosiphon Arisari</i> Kuehn.

Pour ce qui est du genre *Vaucheria*, les résultats ont été constamment identiques. La membrane s'y montre formée de *cellulose* (2) associée aux composés pectiques. Outre qu'elle fournit les réactions colorantes caractéristiques de ces corps, elle ne devient pas gélifiable à l'eau après action de la potasse alcoolique, elle résiste au chauffage à 300° dans la glycérine et disparaît presque entièrement après un séjour de 2 à 3 jours dans la liqueur de SCHWEITZER en laissant un résidu qui prend les colorants des substances pectiques. Elle ne renferme pas de *callose*. C'est donc là un type de membrane très différent de ceux que nous avons rencontrés jusqu'ici chez les Siphonales.

La cellulose se retrouve également dans le genre *Phyllosiphon* mais la membrane de cette algue diffère de celle de *Vaucheria*

(1) Gracieusement communiqué par M. COLLINS, auquel j'en exprime ici toute ma reconnaissance.

(2) Ce corps avait déjà été reconnu chez cette algue par différents auteurs et notamment par GILSON (1) qui a pu l'y obtenir à l'état de sphéro-cristaux.

par sa faible teneur en composés pectiques, et aussi par une forte cutinisation qui lui donne une résistance beaucoup plus grande aux divers réactifs. Il faut, en effet, un séjour de 7 à 8 jours dans la liqueur de SCHWEITZER, fréquemment renouvelée, pour en éliminer la cellulose. La membrane est alors très bien conservée anatomiquement et ne se colore que faiblement au rouge de Ruthénium, à l'inverse de ce qui se passait chez *Vaucheria*.

Enfin, en ce qui concerne le genre *Dichotomosiphon*, les résultats sont tout à fait aberrants. La composition de cette membrane se rapproche entièrement en effet de celle des *Caulerpacées* et des *Udotées*. Bien que ERNST (4) considère cette membrane comme cellulosique, il ne m'a jamais été donné d'y obtenir les réactions colorantes caractéristiques de la cellulose. De plus elle disparaît entièrement dans la glycérine à 300°. Il faut d'ailleurs noter que cet auteur reconnaît n'avoir obtenu aucune coloration bleue par le chlorure de zinc iodé, mais seulement par l'iode et l'acide sulfurique. Comme il se trouve précisément que cette algue renferme des matières amylacées de réserve en grande abondance, je pense que l'on peut expliquer cette coloration bleue de la même façon que nous l'avons fait pour *Caulerpa* (v. p. 160) et la mettre sur le compte d'un nettoyage incomplet des échantillons.

Nous verrons plus loin comment ce désaccord apparent vient au contraire donner une force nouvelle aux considérations systématiques développées par ERNST dans son intéressant travail.

Conclusions. — J'ai essayé de traduire par des chiffres, dans le tableau ci-joint (v. tableau I), les résultats que je viens d'exposer. Je ne me dissimule nullement ce que ce procédé peut avoir d'artificiel, puisqu'il repose, non sur des mesures vérifiables mais sur des appréciations. Cependant, étant donné d'une part que ce tableau résume les données fournies par un grand nombre d'expériences, et d'autre part que je me suis borné à y exprimer des conclusions simples (absence, présence à peine décelable, présence, abondance) auxquelles il est toujours possible d'arriver, il exprime, à condition qu'on veuille bien ne pas trop s'arrêter à sa forme arithmétique, des faits réels. Il a en outre le grand avantage de résumer sous une forme claire lesdites conclusions et d'en permettre une comparaison facile.

TABLEAU 1.

	CELLULOSE.	CALLOSE.	COMPOSÉS PECTIQUES.
<i>Caulerpa</i>	0	3	3
<i>Bryopsis plumosa</i>	1	2	3
— <i>duplex</i>	1	2	3
<i>Pseudobryopsis myura</i>	0?	3	3
<i>Derbesia Lamourouxii</i>	1	2	3
— <i>tenuissima</i>	1	1	3
<i>Codium Bursa</i>	1	2	3
— <i>tomentosum</i>	1	1	3
<i>Pseudocodium de Vriesii</i>	0	3	3
<i>Chlorodesmis comosa</i>	0	3	3
<i>Avrainvillea lacerata</i>	0	3	3
<i>Cladocephalus scoparius</i>	0	3	3
<i>Penicillus capitatus</i>	0	3	3
<i>Tydemania Expeditionis</i>	0	3	3
<i>Halimeda Opuntia</i>	0	2	3
— <i>Tuna</i>	0	3	3
<i>Rhipocephalus oblungus</i>	0	3	3
<i>Flabellaria petiolata</i>	0	3	3
<i>Vaucheria</i>	3	0	3
<i>Dichotomosiphon tuberosus</i>	0	3	3
— <i>pusillus</i>	0	3	3
<i>Phyllosiphon Arisari</i>	3	0	1

0, absence. 1, présence décelable. 2, assez grande abondance. 3, grande abondance.

Nous reviendrons avec plus de fruit, après l'étude anatomique qui fait suite à cette première partie, sur les données que peut nous fournir l'examen des analogies et des différences qui se manifestent dans la composition des différentes membranes envisagées. Bornons-nous à remarquer pour le moment :

1^o *Que la composition chimique de la membrane manifeste une assez grande variabilité dans le groupe des Siphonales.*

2^o *Que l'on peut cependant y distinguer deux groupes princi-*

paux comprenant : le premier, les *Caulerpacées*, les *Bryopsidacées*, les *Derbesiacées*, les *Codiacées*, et le genre *Dichotomosiphon* qui possèdent une membrane calloso-pectique dans laquelle la cellulose proprement dite n'entre jamais en proportions considérables; le second, les genres *Vaucheria* et *Phyllosiphon* où la membrane est cellulosopectique avec absence de la callose.

DEUXIÈME PARTIE

LES PHÉNOMÈNES DE MORCELLEMENT DU THALLE CHEZ LES SIPHONALES

Les algues de ce groupe sont caractérisées par le fait qu'elles présentent en général un thalle continu, c'est-à-dire non cloisonné. Mais la croissance des individus ne saurait être indéfinie et, à de certains moments, on voit toujours leur protoplasme se morceler, soit consécutivement à des traumatismes, soit par le jeu normal de son évolution physiologique. Ce morcellement de la plante est toujours accompagné de formations membraneuses ayant pour effet soit de le préparer, soit d'en réparer les suites.

Je ne m'étais d'abord proposé que de voir, par des exemples choisis dans les diverses catégories de Siphonales, si les différences qui s'y manifestaient dans la composition chimique de la membrane ne se traduisaient pas aussi, dans ces circonstances particulières, par des phénomènes différents ayant pour siège cette membrane. Je me suis vite aperçu qu'une étude de ce genre touchait à des questions trop intimement liées à la physiologie générale des Végétaux, et révélait des formations si diverses et si complexes, qu'elle ne pouvait être faite avec fruit qu'à la condition de s'être, au préalable et autant que possible, rendu compte du mécanisme général et de la signification de ces phénomènes. J'ai donc été amené à présenter, dans la seconde partie de ce travail, comme une sorte de révision succincte des modes de morcellement du protoplasme signalés chez les Siphonales et s'appuyant tant sur les données de la bibliographie que sur l'examen personnel des échantillons que j'avais pu me procurer.

J'ai été conduit à désigner sous le nom de *fractionnement*, par opposition au terme de *cloisonnement*, des phénomènes qui me sont apparus comme différents, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique, des phénomènes de cloisonnement proprement dits, tels qu'ils ont été

décrits chez les Végétaux à cellules uni ou pluri-nucléées.

Nous reviendrons, après les avoir étudiés de près, sur les caractères anatomiques de ces phénomènes; qu'il me soit permis de dire seulement ici que j'ai considéré comme un *fractionnement* tout morcellement d'une masse protoplasmique initiale aboutissant à la formation de deux individus désormais différents, et que j'ai réservé le terme de *cloisonnement* aux cas où les deux parcelles de protoplasme séparées pouvaient être considérées comme faisant encore partie d'un même individu. Je n'ignore pas combien ce serait prêter à la discussion et à la critique que de considérer ce critérium comme ayant un caractère absolu, mais cette terminologie n'exclut nullement la possibilité de trouver des transitions entre l'un et l'autre de ces procédés de morcellement du contenu protoplasmique de la plante : nous en trouverons même des exemples. Je n'ai pas cru toutefois devoir aborder ici de trop près ce gros problème, si intéressant qu'il soit au point de vue de la physiologie des algues, parce que sa solution ne pourra vraisemblablement nous être donnée que par l'étude approfondie du cloisonnement chez les Siphonocladiales.

En ce qui concerne le seul groupe des Siphonales, je ne me dissimule pas les lacunes et les imperfections de ce bref exposé. Cette brièveté même m'était imposée par la préoccupation de ne pas sortir des limites que je m'étais primitivement assignées, quitte à revenir plus tard, par des recherches plus détaillées, sur les points qui se seraient montrés d'un intérêt plus particulier. J'espère néanmoins y avoir décrit quelques faits nouveaux et y avoir mis en lumière quelques données qui seront susceptibles de fournir un secours, si minime soit-il, aux botanistes qui désireraient élucider d'une manière plus complète les phénomènes envisagés.

Ainsi que je l'ai dit déjà, le morcellement du thalle peut, ou bien être consécutif à un traumatisme ou à une dégénérescence partielle du protoplasme : il est alors suivi de phénomènes de cicatrisation; ou bien résulter de la croissance normale et saine de la plante : c'est alors qu'entrent en jeu les phénomènes de fractionnement ou de cloisonnement. Nous ferons d'abord un examen de la marche de la cicatrisation en général chez

les Siphonales. Nous y recueillerons quelques indications qui nous permettront de mieux comprendre les phénomènes de fractionnement proprement dits que nous étudierons ensuite dans les différentes familles, en comparant entre eux les résultats obtenus.

CHAPITRE PREMIER

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES PHÉNOMÈNES DE CICATRISATION CHEZ LES SIPHONALES

La littérature scientifique nous offre d'abondantes observations à ce sujet. En dehors des données qui se trouvent disséminées dans un grand nombre d'ouvrages plus généraux, les procédés de cicatrisation ont été spécialement décrits : par WAKKER et JANSE (1 et 2) pour le genre *Caulerpa*, par NOLL (1) et KLEMM (2) pour les genres *Bryopsis* et *Derbesia*, par KÜSTER (1. 2. 3.) pour l'ensemble des Codiacées et le genre *Bryopsis*, par ERNST (2) pour le genre *Udotea*, par HANSTÉIN et KLEBS (1) pour le genre *Vaucheria*.

De l'ensemble de ces travaux, et sous les modalités spécifiques, se dégage dès l'abord un principe dont la portée dépasse le groupe d'algues considéré et qui est à la base de tout phénomène de cicatrisation chez les Végétaux. Il peut se formuler ainsi : *toute masse protoplasmique nucléée, primitivement recouverte d'une membrane et qui vient à en être accidentellement privée, tend immédiatement à recouvrir ses parties saines d'une nouvelle membrane*, à condition, bien entendu, que le traumatisme survenu ne l'ait pas elle-même mortellement endommagée.

En ce qui concerne les Végétaux à structure continue, ce principe me paraît avoir été énoncé pour la première fois par VAN TIEGHEM. Cet auteur, étudiant les phénomènes de cicatrisation et de « cloisonnement » chez les Mucorinées, y met en évidence « la faculté que possède le protoplasme vivant de se maintenir constamment fermé vis-à-vis du milieu extérieur et vis-à-vis des parties de son propres corps qui sont mortes déjà ou doivent mourir bientôt » (*loc. cit.*, p. 23). Il compare ensuite

expressément ces phénomènes avec ceux qui se manifestent chez les Péronosporées et les Saprologésiées, et, s'appuyant sur les travaux alors récents de HANSTEIN, avec ceux qui se produisent chez *Vaucheria*. Il en tire cette conclusion : « *La résistance vitale du corps protoplasmique de la cellule, la faculté qu'il possède de cicatriser ses blessures et de compléter, en la rapiécant, sa carapace de cellulose, toutes les fois que, pour une cause quelconque, elle se trouve ou va se trouver bientôt interrompue, se montrent donc à nous comme une propriété générale.* »

Les travaux de KLEBS (1), TOWNSEND, HABERLANDT, PALLA et STRASBURGER (2), devaient bientôt confirmer cette manière de voir de leur éminent devancier et montrer que cette propriété se retrouvait chez tous les Végétaux, cloisonnés ou non, à la condition toutefois (TOWNSEND) que la masse protoplasmique isolée possédât encore un ou plusieurs noyaux.

Qu'il s'agisse donc de lésions d'origine externe ou de dégénérescence interne du protoplasme, c'est à la reconstitution de la membrane primitive, en suivant l'expression imagée de VAN TIEGHEM, à son « rapiécage » qu'aboutira finalement le processus de la cicatrisation. Mais on conçoit aisément que, chez des Végétaux à structure siphonnée, la rupture brusque de l'équilibre osmotique créée par le déchirement de l'enveloppe cellulaire, n'aille point sans causer de graves lésions à la portion du protoplasme qui se trouve être immédiatement voisine de la blessure. Aussi une partie du contenu protoplasmique est-elle toujours perdue pour la plante.

Quelquefois le protoplasme lésé est simplement expulsé, souvent par saccades (*Derbesia*, *Vaucheria*), après quoi, l'équilibre nécessaire se trouvant rétabli, réapparaissent d'abord la membrane albuminoïde, puis la membrane cicatricielle proprement dite.

Cette membrane peut, chez *Vaucheria* notamment, par suite de formations ultérieures (qui se présentent comme la conséquence d'une régression progressive du protoplasme s'entourant au fur et à mesure de nouvelles membranes), devenir assez épaisse et constituer une calotte hémisphérique résistante : « Cellulose-Kappe » des auteurs allemands. C'est là, cependant, un procédé de cicatrisation assez précaire.

Il n'est pas rare, si l'on vient à sectionner des filaments de *Vaucheria* sur la platine du microscope, de les voir se vider de leur contenu sur une longueur relativement grande. Il est vraisemblable que les effets de la blessure seraient encore plus graves pour la plante si la lésion survenait dans une eau tant soit peu agitée, ce qui est fréquemment le cas dans la nature.

Souvent entrent en jeu des phénomènes et des dispositifs dont l'effet est de limiter cette perte de substance et, après un sacrifice nécessaire, de permettre au protoplasme sain de régénérer sa membrane en de meilleures conditions.

Parfois, ainsi que le fait a été signalé chez *Caulerpa* et *Bryopsis*, intervient un véritable phénomène de coagulation qui maintient le protoplasme mort à l'orifice de la blessure et en forme une sorte de bouchon, en arrière et à l'abri duquel se forme la membrane cicatricielle.

Dans certains cas, cette édification est favorisée par la disposition même de l'appareil végétatif. C'est ainsi que chez *Codium Bursa* interviendrait, d'après KÜSTER (1), la pression qui maintient les uns contre les autres les filaments de la zone corticale.

Quelquefois enfin, c'est la structure intime de la plante qui se trouve favoriser la marche de la cicatrisation : c'est ce qui a lieu, notamment, chez les Codiacées.

On sait que la lumière des filaments des algues de ce groupe est souvent étranglée, parfois même jusqu'à oblitération complète, par des épaississements de la membrane, qui peuvent se présenter soit sous la forme de bourrelets annulaires réguliers (*Codium*), soit seulement sous forme de protubérances irrégulières (*Udotea*). Nous aurons à revenir sur ces intéressantes formations ; bornons-nous à remarquer ici le rôle important qu'elles jouent dans les phénomènes de cicatrisation.

Ce rôle a été bien mis en lumière par ERNST (2) chez *Flabellaria petiolata* Trev. (*Udotea Desfontainii*). D'après cet auteur, si l'on vient à sectionner les filaments qui composent la fronde, la cicatrisation peut, après élimination du contenu directement lésé, s'opérer de deux manières. Dans un premier cas, le protoplasme voisin de la blessure est d'abord le siège de phénomènes qui modifient son aspect normal : il devient réticulé

comme celui d'un gamétange de *Bryopsis* avant maturation ; puis on voit se former à sa partie la plus externe, redevenue convexe, la membrane de cicatrisation. Mais il faut remarquer que les modifications de structure dont nous venons de parler s'arrêtent à l'étranglement immédiatement inférieur. Il y a donc dans cette division de la plante en articles, non seulement un caractère anatomique mais un caractère physiologique, puisqu'un traumatisme survenant à l'un d'entre eux ne semble pas intéresser celui qui lui fait suite immédiatement.

Dans le second cas, si le protoplasme voisin de la blessure ne peut réagir comme précédemment, il dégénère et meurt, mais la dégénérescence s'arrête également à l'étranglement le plus proche et c'est à ce niveau que vient se former la membrane cicatricielle.

Ce n'est pas seulement chez *Udotea* que l'on peut observer de

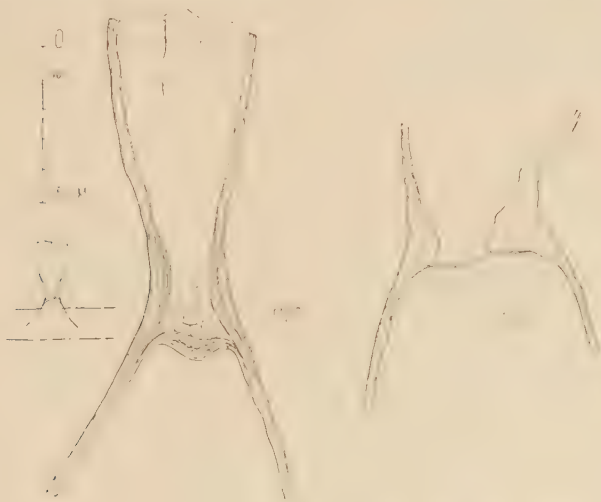


Fig. 10. — Membranes de cicatrisation : à gauche, chez *Rhipocephalus oblongus* ; à droite, chez *Chlorodesmis comosa*.

telles membranes ainsi appuyées aux épaisissements annulaires. On en trouve fréquemment sur les thalles de Codiacées et sur les filaments de *Dichotomosiphon*. J'en donne deux exemples qui m'ont paru particulièrement nets, rencontrés l'un chez *Chlorodesmis comosa* Bail. et Harv., l'autre chez *Rhipocephalus oblongus* Kütz. (fig. 10). Dans le premier, la membrane séparait un protoplasme sain d'un protoplasme dégénéré ; dans

le second, le processus était encore plus net puisque, à l'extrémité du filament, la membrane déchiquetée ne laissait aucun doute sur le traumatisme intervenu.

On voit que les procédés de cicatrisation sont assez variables suivant le groupe que l'on envisage, mais qu'ils se ramènent tous, en dernière analyse, à la production d'une simple membrane de cicatrisation, naturellement précédée du rétablissement de la membrane albuminoïde.

Remarquons que la membrane primitive de la plante mère reste le plus souvent étrangère à ces formations cicatricielles et que, chez les Udotées même, elle ne nous paraît jouer qu'un rôle indirect. J'aurai l'occasion de montrer qu'en ce qui concerne *Codium* (1) (v. p. 225) et *Caulerpa* (v. p. 238) il n'en est pas toujours ainsi. Nous reviendrons, chemin faisant, sur ces exemples particuliers, mais il était utile de donner en premier lieu un aperçu général de ces phénomènes qui vont nous permettre d'interpréter plus facilement ce qui se passe dans les cas normaux de morcellement de la plante.

CHAPITRE II

PHÉNOMÈNES DE FRACTIONNEMENT OU DE CLOISONNEMENT DU THALLE

Il est très fréquent de voir chez ces algues, à quelque genre qu'elles appartiennent, des fractions plus ou moins importantes du protoplasme s'isoler de celui de la plante mère par des formations membraneuses. C'est, en premier lieu, ce qui se passe toutes les fois que des fragments protoplasmiques sont différenciés pour donner des éléments reproducteurs ou multiplicateurs (gamètes, zoospores, aplanospores). Mais il n'est pas rare, en outre, de voir apparaître de telles formations sur le trajet même du thalle, entre deux portions de protoplasme nullement différenciées et purement végétatives. Elles semblent

(1) Il est à remarquer que KÜSTER (*loc. cit.*, p. 186) a signalé, chez cette algue précisément, l'absence de membranes de cicatrisation. Nous verrons plus loin à quoi tient cette exception, qui n'est qu'apparente à mon sens (Voir la note page 225).

alors apporter de graves exceptions à la règle de large continuité protoplasmique qui est la caractéristique des Siphonales. Les auteurs se sont maintes fois demandé s'il n'y avait pas là un passage vers les algues plurinucléées cloisonnées (Siphonocladiales). Sans espérer, comme je l'ai dit plus haut, solutionner cette grave question, je me propose de montrer que les formations obturatrices signalées jusqu'ici chez les Siphonales, présentent de grosses différences anatomiques avec le cloisonnement décrit jusqu'ici chez les Siphonocladiales; et, qu'au point de vue physiologique, si l'on peut trouver chez *Codium* et peut-être chez *Pseudo-bryopsis* une transition vers le type de structure des Siphonocladiales, elles aboutissent dans les autres genres à un véritable *fractionnement* de la plante, très différent de la différenciation des Siphonocladiales en cœno-cytes. Nous remarquerons, en outre, que ces phénomènes présentent une certaine analogie chez les algues à membrane calloso-pectique où ils se rencontrent, et obéissent au contraire à des règles différentes chez les Vaucheriacees à membrane celluloso-pectique.

Enfin nous verrons qu'il n'y a pas de différences essentielles, dans une même espèce, sauf chez *Pseudo-bryopsis*, entre les formations membranueuses isolant des éléments reproducteurs ou de simples fractions végétatives du thalle; nous nous rendrons même compte qu'il n'y a pas en général, entre ces deux actes, tout l'écart qui semble exister au premier abord. C'est pourquoi nous en ferons l'étude concurremment, examinant en détail tantôt les unes, tantôt les autres, selon qu'elles se présenteront le mieux à l'observation.

§ 1. — Bryopsidacées.

1° OCCLUSION DES GAMÉTANGES ET FRACTIONNEMENT DU THALLE CHEZ BRYOPSIS.

Données existantes. — Bien que la présence d'une « membrane », isolant les gamétanges de *Bryopsis* de l'axe ou du rameau principal qui les supporte, ait été signalée dès 1842 par J. AGARDH, la littérature ne nous fournit pendant longtemps que de rares indications à ce sujet.

En vérité N. EGELI (1) publia bien, en 1847, une figure représentant une de ces formations, mais il ne l'accompagna que de peu d'explications, ne voyant là qu'un phénomène cicatriciel qui se bornerait à réparer la brèche faite dans la membrane du filament principal par la chute des rameaux.

THURET (2), DERBÈS ET SOLIER sont muets à cet égard et c'est seulement en 1871 que PRINGSHEIM (2) étudia de près, pour la première fois, ce genre de cloisonnement particulier. A ses observations s'ajoutèrent, en 1880, celles de STRASBURGER (1); quelques lignes d'un mémoire de NOLL (1) complètent l'ensemble de nos connaissances actuelles sur la question, que les auteurs récents, BERTHOLD (2), OLTMANN (2), FREUND, FAMINTZIN, ont surtout envisagée au point de vue purement histologique ou physiologique, se bornant à reproduire sur le point spécial qui nous occupe les opinions des observateurs antérieurs.

D'après PRINGSHEIM (*l. c.*, p. 244) l'occlusion pourrait être réalisée suivant deux modes différents. Tous deux auraient pour point de départ l'épaississement de la membrane affectant la forme d'un bourrelet plus ou moins irrégulier, quel'on remarque, à partir d'un certain moment de leur végétation, au point d'insertion de tous les rameaux sur le filament axial qui leur a donné naissance.

Dans le premier cas, le bourrelet se gonflerait suffisamment pour isoler entièrement le protoplasme du rameau transformé en gamétange de celui du filament axial; dans le second, la gélification n'oblitérerait pas entièrement la lumière du canal de communication: il se formerait alors, aux dépens du contenu cellulaire, un véritable bouchon qui serait enchâssé dans l'étranglement ainsi formé et assurerait l'interruption de toute communication protoplasmique entre les deux parties de la plante.

Enfin, dans les deux cas, le plus généralement tout au moins, l'isolement du gamétange serait complété par l'apparition de membranes d'ordre secondaire qui viendraient revêtir, quelquefois des deux côtés, quelquefois d'un seul, les précédentes formations.

STRASBURGER ne décrit pas de tels bouchons protoplasmiques (ou du moins d'origine plasmique): pour lui l'occlusion pour-

rait être réalisée soit par le seul accroissement, par apposition, du bourrelet basilaire; soit, quand cet accroissement est moins marqué, par la formation d'une membrane de séparation s'appuyant au bourrelet par sa périphérie. Plus tard se produiraient, ainsi que l'avait signalé PRINGSHEIM, des épaisissements secondaires, dus à ce que les protoplasmes ainsi séparés se revêtiraient de *membranes propres*. NOLL se borne à constater (*l. c.*, p. 143) que les rameaux sont séparés du filament axial par des « masses obturatrices calleuses ou membraneuses », sans insister sur leur formation. Il partage l'opinion de STRASBURGER relativement aux membranes latérales qui revêtent ultérieurement ces masses obturatrices.

Il faut enfin signaler que l'occlusion peut, dans certains cas, n'être pas réalisée du tout. Le fait semble s'être présenté pour l'échantillon de *Bryopsis muscosa* figuré dans le mémoire de DERBÈS ET SOLIER (Pl. 10, fig. 20); il est expressément signalé par PRINGSHEIM et STRASBURGER (*l. c.*, p. 65). Nous verrons tout à l'heure comment on peut expliquer cette anomalie.

En résumé, en ce qui concerne l'isolement des gamétanges, deux théories sont en présence, faisant intervenir, l'une la gélification du bourrelet (PRINGSHEIM), l'autre sa simple croissance par apposition (STRASBURGER). Dans les deux cas le phénomène peut ne pas aller jusqu'à l'occlusion totale: il alors complété, dans le premier cas, par la coagulation d'un bouchon d'origine plasmique; dans le second, par la formation d'une membrane de séparation. Le tout peut être renforcé par des membranes uni ou bilatérales, survenant ultérieurement. Il était intéressant de revenir sur ces observations et de voir si l'emploi de colorants appropriés n'apporterait pas quelques données nouvelles sur la façon dont naissent et évoluent ces formations.

Marche du phénomène dans les échantillons observés.

Je me suis servi, dans mes recherches, d'échantillons de *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag., recueillis en abondance, au mois d'avril 1912, à la Hougue (Manche). C'est l'espèce même qui (quelquefois concurremment avec d'autres) avait servi d'objet d'études aux précédents observateurs. Les exemplaires avaient

été rapportés et conservés dans l'alcool à 70° environ, ce qui ne pouvait causer que d'insignifiantes modifications dans la structure des membranes.

Les formations à étudier étant facilement solubilisées par les divers agents chimiques, ainsi que l'a déjà fait remarquer STRASBURGER, il est plus prudent de s'abstenir de nettoyer les échantillons de quelque façon que ce soit. Il faut donc s'astreindre à les observer tels qu'ils sortent de l'eau ou des liquides fixateurs, si l'on ne veut pas risquer d'amener des déformations trompeuses dans les dispositifs que l'on se propose d'examiner.

Au point de vue du montage des préparations, il faut se défier de la glycérine, qui peut déterminer de forts gonflements dans les membranes où la callose est abondante. Pratiquement cependant, pour conserver quelque temps les préparations, ou parer aux ennuis qui résultent de l'observation à l'eau seule, on peut l'employer, mais à condition de la diluer de moitié.

Ces conditions particulières rendent certainement les recherches plus longues et plus délicates : il faut, bien souvent, rejeter les préparations, parce que le contenu cellulaire empêche toute observation. Cependant, si l'on dispose d'un matériel assez abondant, on peut rétablir sans trop de difficultés des séries complètes de l'évolution du processus qui nous occupe. Ce n'est qu'une fois ce premier examen fait à l'état naturel, que l'on pourra faire agir les divers réactifs et colorants sur les membranes, pour se rendre mieux compte de leur nature et de leurs dispositions respectives.

A première vue, le phénomène se présente comme étant d'allures assez irrégulières et l'occlusion semble pouvoir se produire, ainsi que l'avaient parfaitement vu les précédents observateurs, suivant des modalités sensiblement différentes. Cette variabilité du phénomène est même telle que mes observations ne seraient valables que pour les échantillons que j'avais sous les yeux, si je n'espérais montrer qu'elles permettent d'interpréter les différentes données publiées jusqu'à présent à ce sujet.

1° Dans un premier cas, l'occlusion du gamétange débute, ainsi que l'avait vu PRINGSHEIM, par la gélification du bourrelet

basilaire, qui se manifeste d'abord dans les couches internes du bourrelet. On peut la mettre en évidence en faisant arriver sous la lamelle une goutte de bleu soluble légèrement acide. On voit alors se dessiner nettement un anneau bleu ciel

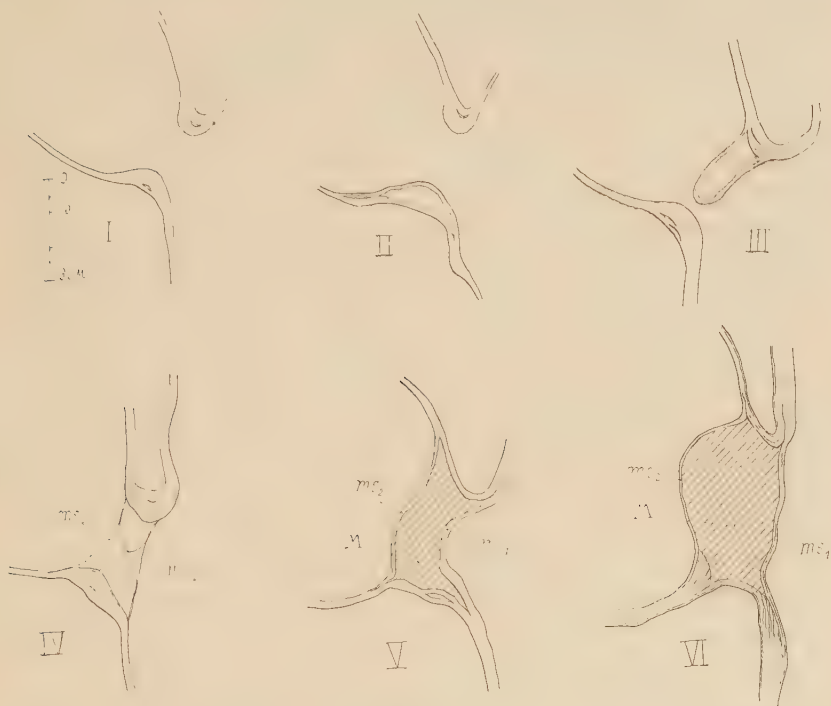


Fig. 11. — *Bryopsis plumosa*. — Différentes phases de l'occlusion des gamétanges
 ms_1 , ms_2 , membranes secondaires; M, magma obturateur.

(fig. 11. I) qui montre que la callose a été mise en liberté et solubilisée dans cette région de la membrane. Cet anneau se colore aussi plus vivement que le reste de la membrane par le rouge de Ruthénium : les deux principaux constituants de la membrane prennent donc part, en même temps, au phénomène.

Peu à peu, la gélification progresse, gagnant les couches voisines et refoulant les couches les plus internes de la membrane d'une façon qui peut être assez irrégulière (fig. 11. II. III). On pourrait se demander, vu la netteté de contours que conservent les lamelles non modifiées, s'il n'y aurait pas là un simple décollement de la membrane; mais l'intervention d'une gélification nous est rendue sensible, en premier lieu,

par les colorations que l'on obtient dans les zones internes du bourrelet et qui y décèlent la présence d'un contenu fluide, quelquefois granuleux, et ensuite par les phases ultérieures du phénomène qui aboutissent fréquemment à la disparition complète du bourrelet (Fig. 11. V. VI).

Jusqu'ici, le contenu du filament axial et celui du rameau étaient restés en communication par un canal devenu de plus en plus étroit : bientôt ils sont complètement séparés. Cette dernière phase de l'occlusion doit être d'assez courte durée, car on ne la rencontre que rarement par rapport aux précédentes ou aux suivantes. Il se peut que l'isolement des deux masses protoplasmiques soit effectué d'une façon purement mécanique par l'étranglement complet ou partiel causé par la gélification du bourrelet; il se pourrait aussi qu'il fût précédé de phénomènes analogues à ceux qui accompagnent chez *Vau-cheria* la formation des zoosporanges ou des organes sexués. Je ne puis, on le comprendra, formuler à ce sujet que des hypothèses, n'ayant point suivi cette évolution sur du matériel vivant.

Sitôt la séparation accomplie, se révèlent à nous de nouvelles formations. Ce sont les membranes latérales (fig. 11. IV et suivantes) signalées par tous les observateurs et dont STRASBURGER nous a, le premier, fait connaître l'origine.

Membranes latérales ou secondaires. — Il est préférable, pour la meilleure compréhension des faits qu'il me reste à exposer, d'ouvrir ici une brève parenthèse au sujet de la signification de ces membranes. En réalité, nous pouvions prévoir leur apparition, car elle n'est, à mon sens, qu'une application particulière du principe général de la cicatrisation que j'ai, à ce dessein, rappelé plus haut.

Les deux fractions protoplasmiques isolées sont désormais étrangères l'une à l'autre. Chacune d'elles va poursuivre de son côté, et indépendamment de l'autre, le cours de son évolution physiologique : l'une continuant à vivre d'une façon purement végétative, l'autre soumise à un ensemble de phénomènes qui aboutiront à la formation des gamètes. Dès lors, il n'est pas étonnant de les voir, chacune en particulier, réparer la solution de continuité créée dans leur enveloppe mem-

braneuse par la gélification du bourrelet, et s'entourer d'une membrane propre. Il s'agit là d'un véritable phénomène de *cicatrisation* survenant entre deux *individus* physiquement contigus, mais physiologiquement indépendants.

Cette manière de voir se trouve encore justifiée lorsque, par suite de circonstances mal déterminées mais qui se produisent fréquemment, l'évolution du rameau en gamétange ne se poursuit pas. En ce cas, signalé déjà par NOLL (*l. c.*, p. 145) et aussi par WRIGHT, le rameau séparé s'accroît de son côté, forme à sa base des rhizoïdes (fig. 12) et puis, au bout d'un certain temps, la membrane, devenue moins résistante au point d'insertion par suite des phénomènes de gélification précédemment survenus et n'é-



Fig. 12. — *Bryopsis plumosa*. — Gamétange avorté, R₁, développant à sa base un filament rhizoïde rh.

tant plus entretenue à ce niveau par la présence d'un protoplasme vivant, se rompt. Le rameau se détache, se fixe où il peut par ses rhizoïdes et nous apparaît désormais comme un nouvel individu; mais, bien que fixé à la plante mère, il avait depuis longtemps ce caractère.

Enfin, s'il est légitime d'attribuer l'apparition des membranes latérales à une différenciation physiologique des deux masses protoplasmiques de l'axe et du rameau, que devons-nous prévoir dans le cas, possible ainsi que nous l'avons dit plus haut, où ces membranes ne se produisent pas? Une même évolution ultérieure des deux protoplasmes. Or, c'est ce qui arrive précisément. PRINGSHEIM et STRASBURGER, qui ont quelquefois observé la non-occlusion du gamétange, n'oublient pas de mentionner qu'alors *la transformation du protoplasme en gamètes s'étend au rameau porteur du gamétange lui-même*. L'examen de la figure de DERBÈS ET SOLIER, déjà citée, montre qu'il en était de même pour l'échantillon que ces auteurs avaient sous les yeux, bien que leur texte n'y fasse point allusion.

Cette anomalie se présente donc à nous comme une sorte de désordre, d'accélération physiologique, qui ne laisse pas aux phénomènes de fractionnement le temps de se produire et entraîne tout le protoplasme contigu dans le même cycle d'évolution. Mais, loin d'être une exception au principe que nous exprimions plus haut, ce phénomène de non-fractionnement lui apporte une nouvelle confirmation, en quelque sorte par la réciproque.

La formation de telles membranes de cicatrisation est absolument générale, comme nous le verrons, chez les Siphonales, dans tous les cas où il y a véritablement *fractionnement* du thalle, c'est-à-dire formation d'individus nouveaux aux dépens du protoplasme initial. Je les désignerai désormais sous le nom de *membranes secondaires*, pour les distinguer à la fois, et de la membrane primitive de la plante mère, et des membranes de cicatrisation proprement dites, survenant à la suite d'un traumatisme ou d'une dégénérescence partielle.

Reprenons maintenant le phénomène au point où nous l'avions laissé. Les deux membranes secondaires s'accroissent rapidement en épaisseur. Pendant ce temps, la gélification du bourrelet peut se poursuivre encore, si bien qu'aux approches de la maturité du gamétange, au moment où son protoplasme prend la structure réticulée et caractéristique que l'on connaît, on trouve le plus souvent réalisé l'aspect représenté en V et VI fig. 11, montrant un magma jaunâtre, sans structure reconnaissable, compris entre deux membranes ms_1 et ms_2 . On remarquera, dans ces figures, la disparition complète du bourrelet.

La masse occlusive, « Verschlussmasse » de NOLL, comprimée entre les deux membranes secondaires, semble se solidifier en partie. Elle se présente finalement sous la forme d'une lentille irrégulièrement biconcave ou biconvexe; ou encore d'une calotte, selon les pressions qu'exerçait sur elle la turgescence des deux fractions protoplasmiques isolées (fig. 13). Il suffit, pour mettre en évidence la triple formation de cet ensemble, de faire séjourner les échantillons dans l'hypochlorite pendant 3 minutes seulement. Il s'ensuit une liquéfaction superficielle du magma obturateur, qui écarte l'une de l'autre les membranes secondaires.

Ce magma provient, selon toute vraisemblance, de la gélification des substances constitutives du bourrelet. Car on peut y déceler, comme dans la membrane même, la callose et les composés pectiques. Il n'y a pas lieu d'envisager l'hypothèse d'une sorte de sécrétion externe des membranes secondaires qui s'accompagnerait nécessairement d'un aspect lamelleux qui n'existe pas ici.

Telle nous apparaît fréquemment la marche du phénomène; mais il n'est pas rare de voir les choses se passer différemment.

2° Il est possible que la gélification du bourrelet ne se produise qu'en partie (fig. 14). Ce sont de tels échantillons qui avaient convaincu STRASBURGER de ce que l'occlusion s'opérait par le simple accroissement du bourrelet dont les lamelles constituant apparaissent seulement un peu plus nettes et plus espacées.

3° Il se peut que la gélification n'ait pas lieu du tout. Il

faut donc admettre dans ce cas, peu fréquent d'ailleurs, que les masses protoplasmiques se séparent d'elles-mêmes. L'occlusion n'est plus assurée que par les seules membranes secondaires. La formation réalisée peut être tellement ténue qu'il est impos-

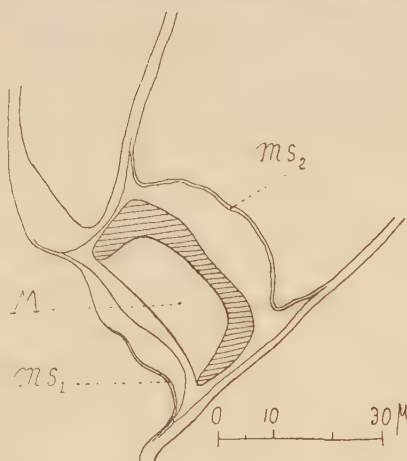


Fig. 13. — *Bryopsis plumosa*. — Échantillon traité par l'hypochlorite : ms_1 , ms_2 , membranes secondaires ; M, magma obturateur.



Fig. 14. — *Bryopsis plumosa*. — Occlusion du gamétange avec gélification partielle du bourrelet.

sible, au premier abord, surtout en présence du contenu protoplasmique, de se rendre compte de sa constitution vraie (fig. 15, A). Un passage rapide dans l'eau de Javel permet néanmoins de mettre en évidence les membranes secondaires (fig. 15, B). La figure 15 A concorde dans une certaine

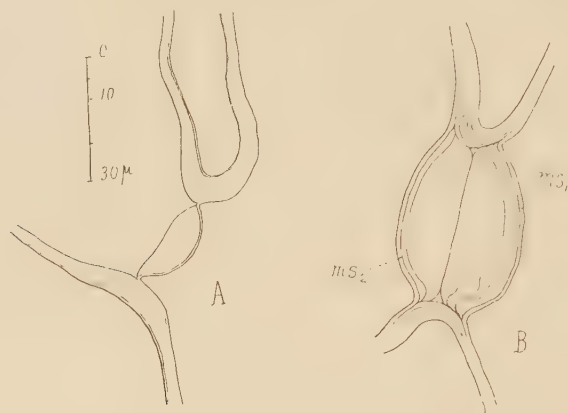


Fig. 15. — *Bryopsis plumosa*. — A, occlusion d'un gamétange sans gélification du bourrelet basilaire; en B, l'échantillon, traité par l'hypochlorite, laisse voir la double constitution de la membrane séparatrice.

mesure avec celles de STRASBURGER (*l. c.*, f. 57 et 59) mais nous pouvons ici nous rendre compte de la double formation de la membrane séparatrice.

4° En ce qui concerne les membranes secondaires, il semble bien résulter, tant de mes propres observations que de l'examen des figures des différents auteurs, qu'elles se produisent toutes deux dans la grande généralité des cas. Cependant il peut aussi se rencontrer des échantillons anormaux à ce point de vue. La figure 16 en donne un exemple.

Dans l'échantillon considéré, le filament axial avait été, pour une raison quelconque, frappé d'un commencement de dégénérescence, qui progressait de la base vers le sommet ainsi que l'on pouvait s'en rendre compte par l'examen microscopique du contenu. Il ne s'était produit dans l'axe lui-même aucune formation cicatricielle, mais cet état de choses avait eu une influence manifeste sur l'occlusion des rameaux. Les plus inférieurs, les plus voisins par conséquent du protoplasme malade, s'en étaient isolés par de fortes membranes

unilatérales, nettement cicatricielles et si épaisses que, n'eût été leur structure lamelleuse, elles eussent simulé de véritables bouchons (fig. 16, B). L'examen des rameaux supérieurs, qui étaient au contact d'un protoplasme encore vivant, révélait à leur base une double membrane (fig. 16, A) plus épaisse, à la vérité, du côté du gamétange, mais montrant bien que, dans

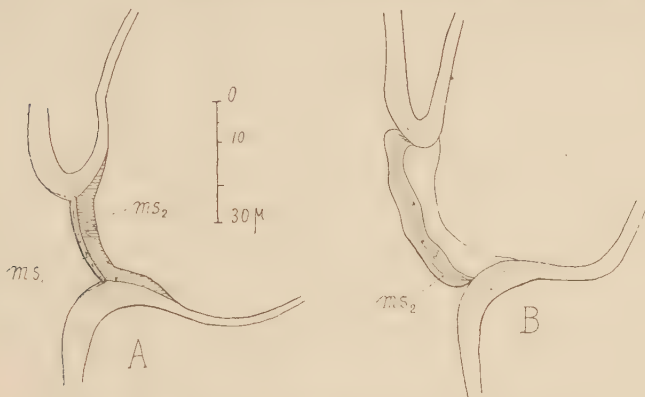


Fig. 16. — *Bryopsis plumosa*. — Occlusion anormale des gamétanges : en A, au sommet, en B, à la base d'un rameau dégénéré.

le premier cas, nous n'avions affaire qu'à une anomalie due à la disparition du protoplasme axial.

Je n'ai pas observé la production d'une membrane secondaire unique du côté de l'axe ; un tel phénomène ne serait pourtant pas impossible. Nous avons vu, en effet, que dans certains cas la transformation du protoplasme en gamètes survenait si rapidement que l'occlusion ne se produisait pas et que le phénomène gagnait le protoplasme du rameau porteur lui-même. Supposons que cette transformation ait lieu, du côté du gamétange, aussitôt effectuée la séparation des masses protoplasmiques ; que se produira-t-il ? Le protoplasme axial se revêtira d'une membrane secondaire, mais celui du gamétange, ayant cessé de former une unité physiologique pour se fractionner en plusieurs individus, désormais indépendants, ne donnera lieu à aucune formation de cette espèce, et nous aurons alors une membrane unilatérale du côté du filament axial.

Conclusions. — On voit que tous ces cas, au premier abord très dissemblables, se rattachent facilement les uns aux autres

et permettent d'expliquer les différentes interprétations qui en ont été données.

On remarquera cependant que je n'ai pas rencontré de « bou-chons » d'origine protoplasmique tels qu'en a décrits PRINGSHEIM. On serait tenté de leur trouver quelque analogie avec les masses obturatrices décrites plus haut, mais qui étaient d'origine purement membraneuse. Peut-être n'y a-t-il pas lieu de le faire. L'existence de telles formations ne serait pas surprenante, étant donné ce que nous savons de la marche des phénomènes de cicatrisation chez *Bryopsis*. Nous avons vu, en effet, que le protoplasme peut se coaguler à l'orifice d'une blessure, de façon à former un revêtement à l'abri duquel s'édifie la membrane de cicatrisation. Si le même processus se manifestait quelquefois dans l'occlusion des gamétanges, il ne ferait que rendre plus saillantes les analogies que je signalais entre les phénomènes de fractionnement du contenu cellulaire et les phénomènes de cicatrisation proprement dits.

Quoi qu'il en soit, on a pu juger de la complexité et de la grande variabilité de tous ces procédés. Si l'on songe aux cas intermédiaires possibles, aux cas accidentels résultant de traumatismes ou de dégénérescences, si l'on tient compte des difficultés d'observation, résultant tant de la fragilité de ces formations que de l'obliquité de l'insertion des rameaux sur l'axe, on s'explique aisément les divergences d'opinions qui ont pu se produire à ce sujet.

Nous pouvons retenir de cette étude quelques données intéressantes au point de vue auquel nous nous sommes placés :

a) L'occlusion des gamétanges de *Bryopsis* est souvent accompagnée, sinon provoquée, par la gélification du bourrelet basilaire, mais ce n'est pas une règle absolue et, dans certains cas, cette gélification ne se produit pas.

b) L'occlusion est toujours complétée par la formation de *membranes secondaires*, revêtant de chaque côté du bourrelet, gélifié ou non, les deux masses protoplasmiques isolées, à condition que chacune d'elles conserve, pendant quelque temps encore, son unité physiologique.

c) Enfin, qu'il s'agisse de la formation de gamètes ou d'une

simple multiplication végétative du thalle, ces phénomènes aboutissent à l'isolement d'individus *physiologiquement étrangers les uns aux autres, bien qu'ils puissent continuer à vivre juxtaposés pendant un certain temps*; les formations membraneuses qui les accompagnent se rapprochent beaucoup plutôt, par ce caractère, d'une production purement *cicatricielle* que d'un *cloisonnement* véritable, par lequel les deux fractions protoplasmiques séparées ne cessent pas de faire partie d'un même individu.

2° PSEUDBRYOPSIS MYURA. (J. AG.) BERTH.

Je n'ai pu suivre d'une façon détaillée la formation des gamétanges chez *Pseudobryopsis*, n'en ayant rencontré que rarement sur les échantillons observés. Il semble toutefois que l'on peut conclure, de la présence à leur base d'une *double membrane* très nette et des observations de BERTHOLD (2) à ce sujet, que les phénomènes qui leur donnent naissance ne sont pas très éloignés de ceux que nous venons d'étudier.

Mais il n'en est pas de même des cas de fractionnement du thalle que l'on peut y relever. On sait que l'on donne en général pour l'une des caractéristiques de ce genre, le fait que tous les rameaux s'isolent au bout d'un certain temps du filament axial par des formations membraneuses, tout en demeurant purement végétatifs. Nous venons de voir que chez *Bryopsis* le même phénomène pouvait se produire, mais d'une façon toute temporaire, et que les rameaux ainsi isolés étaient finalement arrachés de l'axe principal. Il semble que chez *Pseudobryopsis* il n'en soit pas ainsi et que cette disposition de l'appareil végétatif, rappelant celle d'une Siphonocladiale, puisse se maintenir au moins un certain temps. L'examen microscopique de la membrane montre qu'il s'agit là d'un fait qui diffère également, au point de vue anatomique, de ce qui se passait chez *Bryopsis*. En effet, l'occlusion des rameaux nous apparaît ici comme résultant normalement de l'*épaississement continu de la membrane au niveau du bourrelet basilaire*. Le contenu de l'axe et celui du rameau restent en continuité protoplasmique, pendant un temps relativement long, par un canalicule qui devient de plus en plus fin; puis les couches

d'accroissement du bourrelet arrivent au contact d'un bord à l'autre, sans qu'il y ait la moindre trace de gonflement ou de gélification. Une fois la séparation effectuée, les deux proto-

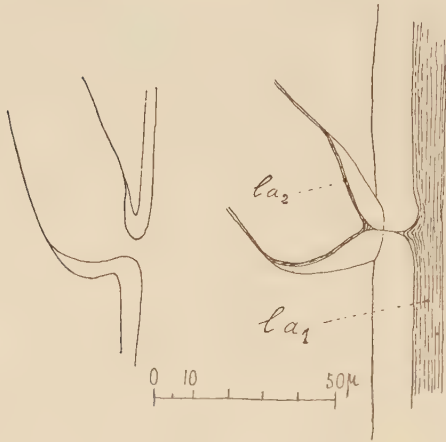


Fig. 17. — *Pseudobryopsis myura*. — Isolement des rameaux par accroissement continu du bourrelet basilaire : la_1 , la_2 , lamelles d'accroissement postérieures à l'occlusion.

plasmes continuent, chacun pour sa part, à revêtir la membrane primitive de nouvelles formations (la_1 , la_2 , fig. 17) qui sont donc les équivalentes des membranes secondaires de *Bryopsis*.

Les observations me manquent pour savoir ce qu'il advient finalement de ces rameaux ainsi isolés. S'ils ne sont pas arrachés de la plante mère au bout d'un certain temps, comme chez

Bryopsis, il faudrait voir, dans le processus qui leur donne naissance, une transition entre le cloisonnement vrai et le fractionnement que nous avons étudié chez *Bryopsis* et que nous retrouverons chez d'autres Siphonales ; et dans le genre *Pseudobryopsis* un intéressant passage, morphologiquement parlant tout au moins, vers le type de structure des Siphonocladiales.

§ 2. — Derbésiaccées.

On sait que les zoosporanges de *Derbesia* sont limités à la base par deux fines membranes parallèles, qui semblent former entre elles une courte cellule intercalaire et qu'il n'est pas rare, chez certaines espèces, de trouver des formations analogues sur des rameaux stériles.

FARLOW, observant *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan, attire l'attention sur cette particularité anatomique. Pour lui, il y a bien là formation d'une véritable cellule basilaire, et il signale ce fait intéressant que la membrane de cette cellule

serait susceptible de s'accroître ultérieurement, avec rupture en anneau de la cuticule, suivant un procédé analogue à celui qui est classique chez *Ædogonium*. L'auteur ne manque pas de souligner l'importance de ce rapprochement, en comparant entre elles les zoospores de l'une et l'autre plante, qui portent également leurs cils disposés en couronne à l'une de leurs extrémités.

La question a été de nouveau envisagée par KJELLMANN chez le *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellmann, espèce certainement assez voisine de la première. Il y décrit aussi des *cellules* intercalaires et donne des figures, un peu petites toutefois, montrant leur développement genre *Ædogonium*.

Si l'on songe aux analogies qui existent dans la morphologie externe des *Derbesia* et des *Bryopsis* et qui sont telles que certaines espèces ont été souvent ballottées d'un genre à l'autre; à celles que révèle l'étude de leur contenu protoplasmique (chromatophores, globules de matières azotées, etc.) et enfin à l'identité de composition chimique de la membrane que nous avons précédemment constatée; tous caractères, qui semblent ranger le genre *Derbesia* parmi les Siphonales dans le voisinage de *Bryopsis* (1), l'existence d'un cloisonnement aussi aberrant d'allures dans le groupe considéré, ne peut manquer de paraître surprenant.

1^o *Phénomènes de fractionnement du thalle chez Derbesia tenuissima*. — Aussi ai-je été particulièrement heureux de pouvoir étudier un grand nombre de ces formations sur les filaments d'un échantillon de *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan récolté à Marseille et provenant de l'herbier du Muséum.

Traitées pendant quelques jours par le mélange eau-alcool-glycérine, les membranes ont recouvré un aspect suffisamment normal pour pouvoir se prêter à une bonne observation.

Mes conclusions diffèrent sensiblement, relativement à l'exemplaire considéré tout au moins, de celles des précédents observateurs. Il suffit de jeter les yeux sur la série des dessins I à IV (fig. 18) pour se convaincre de ce que nous avons

(1) Cette parenté semble être si fortement établie que BLACKMANN et TANSLEY, qui, dans leur classification, rejettent le genre *Vaucheria* des Siphonales avec *Botrydium*, y laissent cependant *Derbesia*, malgré ses zoospores aberrantes.

affaire là à un mode de *fractionnement* rappelant beaucoup celui que nous avons précédemment rencontré chez *Bryopsis*.

Il y a cependant entre eux deux quelques différences. On constate en effet, à la base de certains rameaux (mais non de

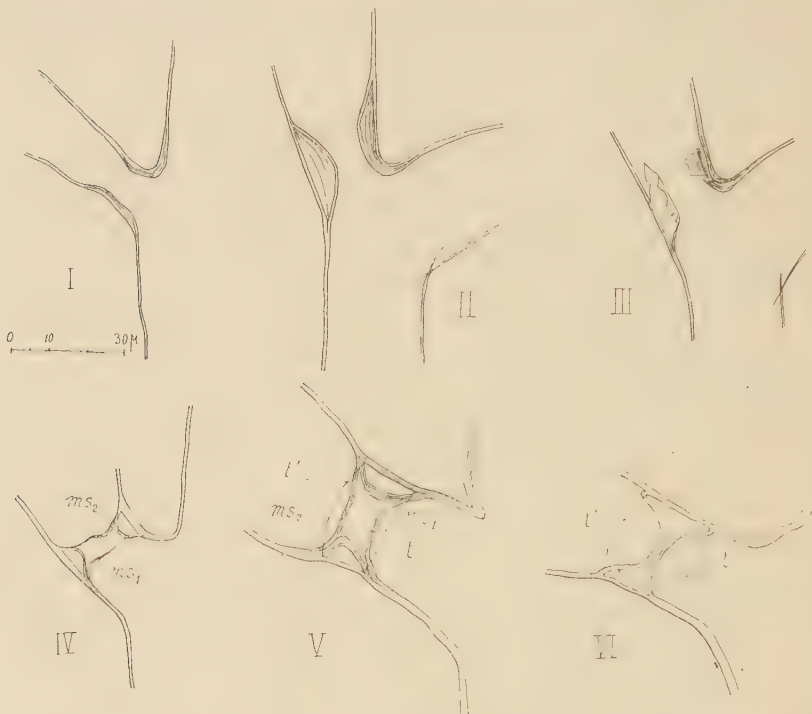


Fig. 18. — *Derbesia tenuissima*. — Fractionnement du thalle par formation et gélification d'un bourrelet basilaire : ms_1 , ms_2 , membranes secondaires ; t , t' , traces sous-cuticulaires du tore de gélification ; III, même échantillon que II, après éraçement de la préparation.

tous, comme chez *Bryopsis*), la présence d'un double épaissement de la membrane — plus allongé que chez *Bryopsis* (I, fig. 18). — Sur d'autres rameaux ces épaisissements se sont renflés jusqu'à en oblitérer à demi la lumière (II, fig. 18). Puis apparaissent, comme chez *Bryopsis*, de fines membranes *secondaires*, d'abord très ténues, que nous pouvons voir se renforcer peu à peu (IV, V, VI, fig. 18), tandis que disparaît complètement le bourrelet. On aboutit finalement à l'isolement des deux masses protoplasmiques par deux membranes relativement écartées et qui peuvent se trouver repliées sur elles-mêmes d'une façon qui rappelle les cloisons de certaines Conjuguées (fig. 19).

Je n'ai point vu, dans cette sorte de tore délimité par les couches les plus externes du bourrelet (fig. 18, IV et V), d'amas de substances gélifiées comme il s'en trouvait chez *Bryopsis*. Cet espace paraissait vide, si bien que l'on eût pu croire, au premier abord, à un simple décollement des lamelles de la

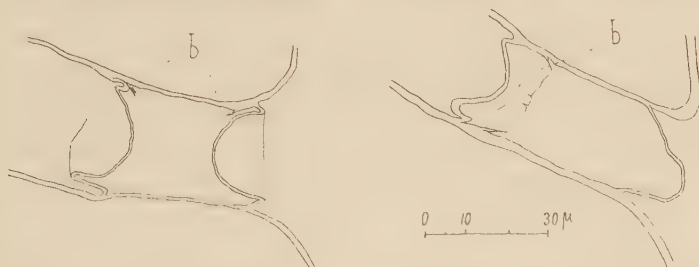


Fig. 19. — *Derbesia tenuissima*. — Fractionnement du thalle ; *b*, insertions du bourrelet gélifié.

membrane. Mais ce n'est là probablement qu'une apparence, due à la longue conservation en herbier de l'échantillon examiné, qui a pu dessécher et rendre inobservables les substances, d'abord fluides, qui remplissaient cette cavité. L'intervention d'une gélification me paraît suffisamment prouvée par la disparition ultérieurement complète des lamelles du bourrelet.

Dans tous les cas examinés, l'intégrité des couches les plus externes de la membrane avait toujours été respectée. Je n'ai jamais pu, quelque soin que j'aie apporté à l'observation, mettre en évidence la moindre solution de continuité dans la couche cuticulaire à ce niveau. Mais on peut aisément croire, à première vue, surtout si l'on opère avec de faibles grossissements, que l'on se trouve en présence de tels phénomènes. On aperçoit dans la zone cuticulaire (fig. 18, V et VI) deux lignes grossièrement parallèles mais plus ou moins irrégulièrement découpées, qui simulent nettement les traces que laisserait une pareille rupture après écartement des points qui étaient d'abord en contact. Une étude plus approfondie m'a toujours montré qu'il fallait voir là les traces *internes* du tore de gélification, qui peuvent, dans certains cas, se rapprocher tellement des couches superficielles que l'on serait tenté, tout d'abord, de les voir *sur* la couche cuticulaire elle-même, et non au-dessous d'elle, comme elles le sont en réalité.

La rupture de cette couche cuticulaire, décrite par FARLOW et KJELLMANN, ne s'est donc pas trouvée réalisée dans l'exemplaire considéré, mais cette observation isolée ne permet pas d'affirmer qu'elle nese produit jamais. Je ferai seulement remarquer que si son existence devait être tenue pour certaine, elle pourrait facilement se concilier avec le processus que nous avons étudié et en établirait une intéressante transition vers celui que HOFMEISTER, DIPPEL, STRASBURGER, etc., nous ont fait connaître chez (*Edogonium*. Supposons en effet (v. fig. 18, V) que la gélification du bourrelet basilaire intéresse seulement les couches moyennes et respecte les plus internes d'une part et la couche cuticulaire de l'autre. Cette mince pellicule, rattachant seule le rameau au filament primitif, ne tardera pas à se rompre et les lamelles internes pourront alors s'étendre et se développer ainsi que cela a lieu chez (*Edogonium* (sans qu'il y ait toutefois, chez cette dernière algue, formation d'un bourrelet aussi volumineux).

Les choses auront d'autant plus de tendance à se passer ainsi que les lamelles internes seront mieux entretenues et rendues plus résistantes par la présence, à leur niveau, d'un protoplasme vivant.

On voit que la question se rattache par là, à celle, plus troublante, qui est de savoir si l'espace compris entre les deux membranes secondaires constitue véritablement une *cellule* dans le sens que l'on donne couramment à ce mot, chez *Cladophora* par exemple.

A ce point de vue encore, mon sentiment diffère de celui de FARLOW et de KJELLMANN. Le processus que nous venons de suivre laisse peu de place et de raison d'être, entre les deux membranes secondaires, à un fragment protoplasme vivant; mais on pourrait m'objecter que, n'ayant observé que du matériel d'herbier, je n'ai pu me rendre compte de ce processus que par une sorte d'interpolation dans laquelle la présence de ce protoplasme a été négligée. Ceci d'autant plus, qu'il n'est pas rare de trouver entre lesdites membranes des débris d'origine nettement protoplasmique (grains d'amidon, granules de matières azotées). Mais je crois qu'il ne s'agit là que d'un protoplasme mort, qui s'est trouvé comme étranglé entre les deux

bourrelets, ou peut-être d'une sorte de coagulation cicatricielle, comme il peut s'en produire aussi chez cette algue. Cette manière de voir est basée sur deux considérations :

a) La première découle du principe de cicatrisation rappelé plus haut. Si nous avons affaire à un contenu protoplasmique vivant, il devrait, aussitôt séparé du protoplasme général, se revêtir d'une membrane propre, s'appuyant d'une part à la membrane du rameau et contribuant de l'autre à la formation des membranes secondaires. Or l'examen attentif de ces régions ne révèle jamais la présence d'une telle membrane, dont les insertions ne sauraient cependant nous échapper, car il se formerait au point de contact de ces trois membranes, d'origine différente, une sorte de méat tel que je le représente dans le schéma A (fig. 20), qui rendrait le fait plus facilement observable. Or les apparences se ramènent toujours à celles que figure le schéma B, avec, de plus, ce fait caractéristique que l'on peut souvent trouver au point de raccord des membranes primitives et secondaires *les traces des couches*

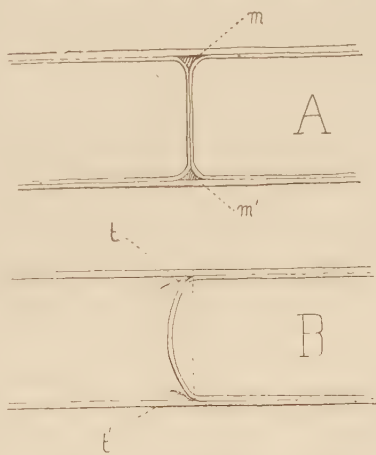


Fig. 20.

internes du bourrelet imparfaitement gélifiées et qui flottent librement dans l'espace considéré (b, fig. 19), ce qui ne s'accorde guère avec l'hypothèse d'un protoplasme vivant qui occuperait cette cavité.

b) Examinons maintenant ce à quoi va aboutir le phénomène. Les membranes secondaires sont d'abord refoulées, en sens inverse l'une de l'autre, par le phénomène de gélification ; puis, la turgescence aidant, elles se retournent de part et d'autre en doigt de gant, de façon à pouvoir venir, dans certains cas, s'affronter à nouveau (fig. 18. VI et 19). C'est ainsi, du moins, qu'il me paraît logique d'interpréter la double sinuosité que l'on remarque souvent à leur point d'insertion. Pendant ce temps, la membrane externe supportant seule la traction

qu'exerce le rameau sur le filament initial s'use et finit par se rompre, laissant un moignon cicatriciel tel que ceux que représente la figure 21.

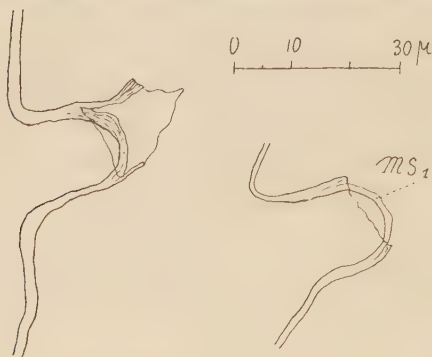


Fig. 21. — *Derbesia tenuissima*. — Moignons cicatriciels subsistant sur la plante mère après la chute du rameau.

Il s'agit donc bien là d'un véritable phénomène de *fractionnement*, analogue à ceux que nous avons observés chez *Bryopsis* et aboutissant à la formation de deux individus séparés et à une multiplication de l'algue.

L'analogie est rendue plus saillante encore lorsque le nouvel individu développe, alors qu'il n'est pas encore arraché de la plante mère, des filaments tout à fait semblables aux rhizoïdes que nous avons eu l'occasion de signaler dans le même cas chez *Bryopsis* (fig. 22 et comparer à la fig. 12).

Quel serait, dans tout cela, le rôle d'une cellule intercalaire?

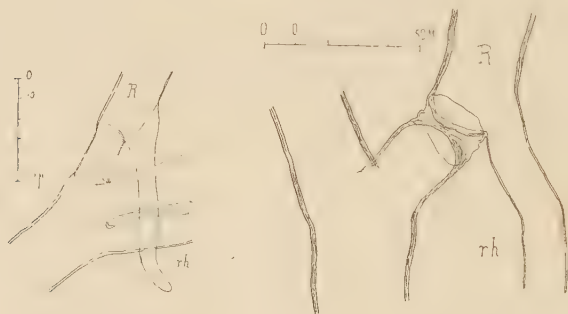


Fig. 22. — *Derbesia tenuissima*. — Rameaux (R) isolés de la plante mère et développant des filaments rhizoïdes (rh).

Et ne croit-on pas que sa présence est inconciliable avec un pareil fractionnement?

Je conclus de ces observations que, dans l'exemplaire que j'avais sous les yeux, il ne se passait rien qui rappelât le cloisonnement des *Edogonium*, ni qui vint infirmer le caractère de continuité du protoplasme ordinairement attribué au

genre *Derbesia*. Il se peut, cependant, que le phénomène soit susceptible de modalités différentes suivant les échantillons. La question ne peut être rigoureusement résolue que par une étude histologique détaillée d'exemplaires vivants. Quel qu'en puisse être le résultat, il n'en est pas moins intéressant de voir qu'il se manifeste chez cette algue, au moins dans certains cas, un processus de fractionnement qui rappelle de très près celui que nous avons précédemment étudié chez *Bryopsis*.

2^o *Occlusion des zoosporanges*. — Il y a tout lieu de penser enfin que, de même que chez cette dernière algue, les filaments dont nous venons d'étudier l'isolement sont dus à des zoosporanges avortés, car les *Derbesia*, on le sait, sont en général très pauvrement ramifiés.

On ne doit donc pas s'attendre à ce que les choses se passent d'une façon différente dans l'occlusion d'un zoosporange *vrai*. Je n'ai pu toutefois rencontrer, en ce cas, de stades intermédiaires, et j'ai dû me borner à constater que le phénomène débutait par l'apparition d'un bourrelet basilaire et aboutissait à la formation d'une membrane double, comme l'ont figuré déjà KUCKUCK (1) pour *D. Lamourouxii* et KJELLMANN pour *D. marina*.

Relativement à la première de ces deux espèces, cependant, les figures de DAVIS (2) représentent une sorte de septum lamelleux, qui, s'il n'est pas dû à des formations amenées par les réactifs, pourrait faire penser que l'occlusion peut, de même que chez *Bryopsis*, être parfois réalisée par des procédés un peu différents.

Mentionnons enfin que STRASBURGER (1) a signalé une certaine analogie entre l'occlusion des zoosporanges de *Derbesia* et des gamétanges de *Codium*. Nous allons maintenant, sans être entièrement d'accord avec cet auteur sur la marche même du phénomène, pouvoir vérifier le bien-fondé de cette affirmation.

§ 3. — Codiacées.

1^o *Les phénomènes de fractionnement et de cloisonnement chez*

(1) Figure originale dans OLTMANN (2).

Codium. — Les épaisissements circulaires de la membrane ou *diaphragmes*, que l'on rencontre sur les filaments végétatifs des différentes espèces de *Codium*, sont connus depuis bien longtemps et ils ont été fréquemment figurés (1). Il est inutile de donner ici la liste de tous les auteurs qui en font mention, d'autant plus, qu'à l'exception d'ARCANGELI, ceux mêmes qui ont récemment étudié la question de près [KÜSTER (1), BERTHOLD (2), GIBSON et AULD.] ne semblent pas s'être attachés à mettre en évidence la grande complexité des phénomènes qui régissent leur évolution.

Les observations que j'ai pu faire se rapportent à deux espèces de *Codium* : *C. tomentosum* et *C. Bursa*, dont je possédais de nombreux échantillons (2) récemment récoltés et conservés dans l'acool. Je me suis attaché à opérer dans les mêmes conditions que dans le cas de *Bryopsis*, c'est-à-dire en m'adressant à des préparations n'ayant subi l'action de réactifs d'aucune sorte, ou seulement colorées, pour faciliter l'observation, au bleu Cotton légèrement acide, qui n'amène pas de déformations sensibles, me réservant de les nettoyer et de les colorer ensuite diversement, après en avoir dessiné l'aspect à l'état naturel. Ces précautions sont absolument indispensables pour ces formations, qui montrent une grande finesse de structure et sont en outre, vis-à-vis des agents chimiques, d'une extrême sensibilité.

A. — *CODIUM TOMENTOSUM*. — Les épaisissements annulaires s'accroissent d'abord graduellement, par seule apposition de lamelles nouvelles, ainsi que l'avait observé STRASBURGER (1, p. 224). Il semble cependant qu'au bout d'un certain temps interviennent, dans la région moyenne du bourrelet, des phénomènes de gélification ayant pour résultat un écartement plus considérable des lamelles qui deviennent beaucoup plus aisément observables (fig. 23). Ils sont facilement mis en évidence

(1) Cf. THURET, Recherches sur les zoospores des algues, p. 232.

(2) Les échantillons de *C. tomentosum* provenaient soit de Saint-Vaast la Hougue (Manche), soit de Croix-de-Vie (Vendée), où ils avaient été récoltés par les soins du laboratoire ou par moi-même. En ce qui concerne *C. Bursa*, je suis redevable à MM. Pierrhughes, Clerget et Dessenon de beaux exemplaires originaires de la Méditerranée (Hyères) ou de la Manche (Granville, Saint-Lunaire) : je leur en adresse tous mes remerciements.

par addition, sous le couvre-objet, d'un peu de bleu soluble légèrement acidifié. C'est là l'aspect classique, le plus souvent décrit et figuré, et qui peut représenter ou simuler une occlusion complète du filament. Nous verrons plus loin les raisons pour lesquelles je dis « simuler ».

Les choses en restent là, peut-être, dans un certain nombre de cas, mais le plus souvent surviennent, dans ce diaphragme ainsi constitué, toute une suite de phénomènes qui vont en modifier profondément la structure.

On voit peu à peu les couches moyennes du bourrelet, devenues plus nettement lamelleuses, s'écarter les unes des autres de façon à dessiner de profil deux écussons symétriques par rapport à l'axe du filament (fig. 24. I) et qui sont déterminés par l'intersection du plan de la figure avec un tore de gélification

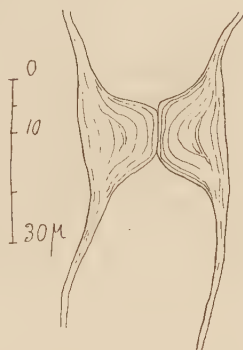


Fig. 23. — *Codium tomentosum*. — Diaphragme.

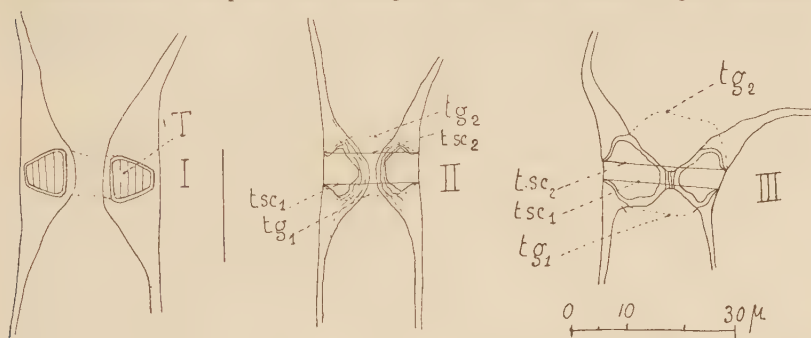


Fig. 24. — *Codium tomentosum*. — Phases successives de la gélification du diaphragme : T, tore de gélification ; tsc_1 , tsc_2 , traces sous-cuticulaires ; tg_1 , tg_2 , limites de la région atteinte par la gélification. (Échantillons récoltés au mois de juin.)

assez comparable, en ce moment de son évolution, à ceux que nous avons vus apparaître chez *Bryopsis* (fig. 11) ou chez *Derbesia* (fig. 18). Mais, tandis que dans ces deux genres il semblait être constitué par une matière fluide accumulée entre les lamelles non modifiées du bourrelet, il paraît ici, au contraire, être plein et constitué par des lamelles seulement un peu plus apparentes et, au début, se gélifier seulement *par les bords*.

Cette gélification, progressant simultanément à partir de

toute la surface externe du tore, c'est-à-dire à la fois vers l'intérieur et vers l'extérieur du filament, aboutit à deux résultats. Tandis que dans la lumière du filament viennent saillir les couches gélifiées du bourrelet, on voit, à sa périphérie, se dessiner la trace de la zone atteinte par la gélification (tg et tg_2 fig. 24. II et suivantes).

Il est à remarquer que, dans cette dernière zone, la gélification s'arrête sur tout le pourtour du bourrelet et immédiatement au-dessous de la couche cuticulaire, suivant deux lignes presque toujours parallèles et très apparentes (tsc_1 , tsc_2). Si bien qu'au premier abord, et si l'on employait de faibles grossissements; on pourrait, ici encore, croire que l'on se trouve en présence de déchirures de la couche cuticulaire comme il s'en produit chez *Edogonium*. Ces deux traces sont d'ailleurs exactement comparables à celles que nous avons rencontrées chez *Derbesia* et limitent, comme elles, l'aire de la gélification dans les couches sous-cuticulaires. Mais, chez *Derbesia tenuissima*, elles s'approchaient rarement aussi près de cette couche elle-même.

Jusqu'ici l'évolution du processus rappelait d'assez près, mal-

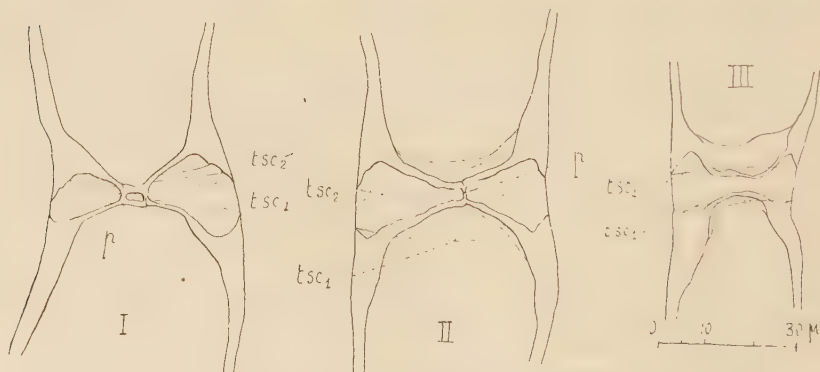


Fig. 23. — *Codium tomentosum*. — Les diaphragmes sont presque entièrement gélifiés, laissant un espace vide entre les deux fractions protoplasmiques, réunies seulement par de fins plasmodemes p (en I et II). En III, toute communication est interrompue. (Échantillon récolté en décembre.)

gré quelques différences de détail, ce qui se passait chez *Bryopsis* et *Derbesia*, mais nous allons maintenant nous trouver en présence d'une différence capitale. En effet, tandis que dans les deux premiers genres, le phénomène avait pour résultat

final l'occlusion totale du filament et l'*isolement complet* des masses protoplasmiques, chez *Codium* cette occlusion n'est que *partielle*, dans la grande majorité des cas. Les deux protoplasmes, refoulés peu à peu par la gélification du bourrelet, restent en contact par de très fins trabécules protoplasmiques (fig. 24. III et 25). Ce sont de véritables *plasmodesmes* que l'on peut observer à l'immersion en les colorant par l'iode (sans acide sulfurique qui détruirait tout) ou par les bleus solubles qui les teignent en bleu marine.

Ces trabécules sont revêtus de minces formations membraneuses qui viennent augmenter un peu la solidité de l'ensemble, car, à ce moment, la substance du bourrelet est complètement gélifiée et semble même avoir été résorbée, ce qui fait que la continuité du filament ne serait plus assurée que par une mince pellicule cuticulaire, susceptible de se rompre aisément.

Ces sortes de gaines protectrices sont évidemment au moins contemporaines de la gélification du bourrelet, puisque auparavant les deux protoplasmes communiquaient librement. En est-il de même des membranes qui limitent les deux masses protoplasmiques ainsi éloignées? En d'autres termes ces deux membranes sont-elles comparables à ce que nous avons appelé des *membranes secondaires* dans les cas précédents? On conçoit qu'il soit assez difficile d'élucider complètement ce point. A mon sens, elles ont un double caractère: ce ne sont pas des membranes secondaires proprement dites, parce que la gélification semble toujours respecter la couche la plus interne du bourrelet, celle qui est au contact immédiat du protoplasme. D'autre part, les deux protoplasmes, une fois séparés, sont susceptibles de les épaissir ultérieurement chacun de leur côté: elles ne sont donc pas entièrement dues à des restes de la membrane primitive.

Ce n'est là, d'ailleurs, qu'un détail; le fait intéressant est que la disposition réalisée dans la plupart des cas laisse subsister la continuité protoplasmique de la plante, à l'inverse de ce qui se passait chez *Bryopsis* et *Derbesia*. Il se trouve bien des échantillons où toute communication est interrompue (fig. 25. III), mais ils sont rares par rapport aux précédents et l'on peut

les considérer comme exceptionnels, ou penser que la rupture des plasmodesmes a été la suite de quelque traumatisme survenu à la plante, soit pendant sa végétation, soit pendant sa récolte, soit pendant la dilacération des préparations. Ces considérations prendront plus de valeur quand nous aurons suivi l'évolution de ces diaphragmes chez *Codium Bursa*.

B. — *CODIUM BURSA*. — 1^o Ici, comme chez *C. tomentosum*, une

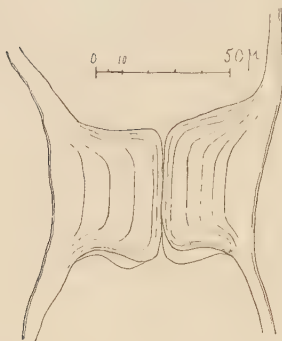


Fig. 26. — *Codium Bursa*. — Diaphragme simple. (Échantillon récolté en janvier).

occlusion plus ou moins complète peut être réalisée par la seule croissance du bourrelet, suivie d'un gonflement plus ou moins accentué des couches moyennes (fig. 26). Je désignerai ces formations sous le nom de *diaphragmes simples*. Mais, le plus souvent, se manifestent des phénomènes d'une grande complexité.

2^o Il peut d'abord se produire, dans les couches moyennes du bourrelet, une gélification analogue à celle que nous avons précédemment étudiée chez *C. tomentosum*, aboutissant également à une double déchirure du bour-

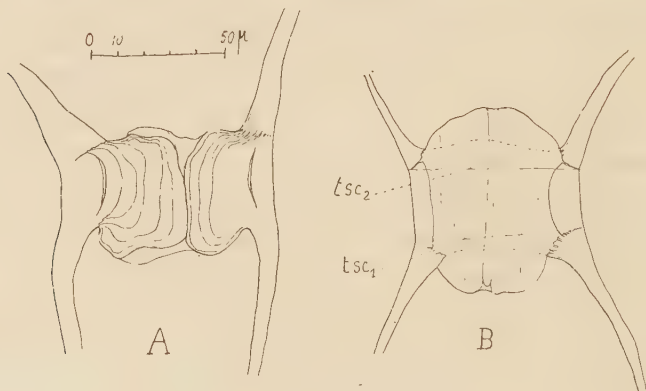


Fig. 27. — *Codium Bursa*. — Diaphragmes composés. (Échantillons récoltés en janvier.)

relet se prolongeant jusqu'à la couche sous-cuticulaire (fig. 27. A et B et 28 et comparer à la fig. 24, II).

Mais le processus, au lieu d'aboutir à la formation d'un

anneau circulaire *vide*, par résorption des substances gélifiées (fig. 25), donne naissance à un diaphragme d'obturation *plein*. Ce diaphragme peut continuer à accuser nettement sa double origine (fig. 27. A et 28), ou bien, les substances provenant de la gélification, et parmi lesquelles on peut toujours mettre en évidence la callose et les composés pectiques, se pénètrent et

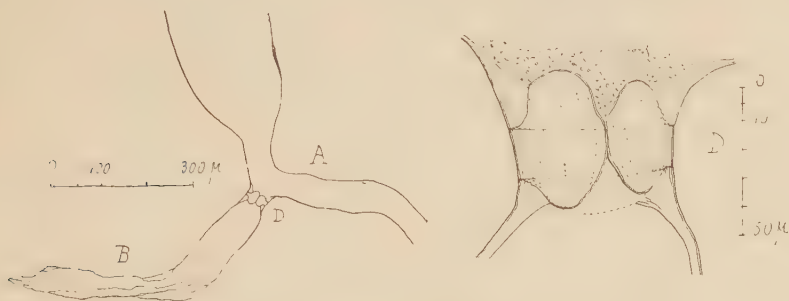


Fig. 28. — *Codium Bursa*. — Diaphragme composé, D, isolant un filament sain, A, d'un filament dégénéré, B.

adhèrent si fortement par pression mutuelle, que l'on aboutit à la formation de véritables bouchons, rappelant un peu la forme d'une bobine et qui sont encastrés dans l'étranglement formé par le reliquat non gélifié du bourrelet (fig. 27. B). Dans l'un et l'autre cas, j'appellerai les diaphragmes ainsi obtenus des *diaphragmes composés*, pour les distinguer des diaphragmes *simples* dus à l'accroissement normal des bourrelets.

Il se peut que ces diaphragmes aboutissent quelquefois à une occlusion totale de la lumière du filament, mais il faut remarquer que, de même que chez *C. tomentosum*, la continuité protoplasmique est très longtemps maintenue par de fins canalicules qui traversent toute la masse obturatrice et que l'on peut mettre en évidence par l'iode ou les bleus solubles. (Il faut faire une exception pour la figure 28, qui représente une formation nettement cicatricielle, ainsi que le montrait l'aspect dégénéré du filament B par rapport au filament A.) (1).

(1) Cette figure nous montre le rôle que peuvent avoir les diaphragmes de *Codium* dans les phénomènes de cicatrisation. Il n'est pas rare de voir des parties saines ainsi isolées des parties malades et notamment des filaments de la zone médiane qui, ainsi qu'on le sait, dégèrent peu à peu chez cette algue. Je n'y ai jamais vu nettement de membranes cicatricielles. Mais l'observation en est excessivement difficile par suite de la structure lamelleuse

3^o Mais l'histoire de ces curieuses formations ne s'arrête pas là. On s'aperçoit que, dans bien des cas, surtout si l'on examine un échantillon récolté au printemps, les diaphragmes, tant

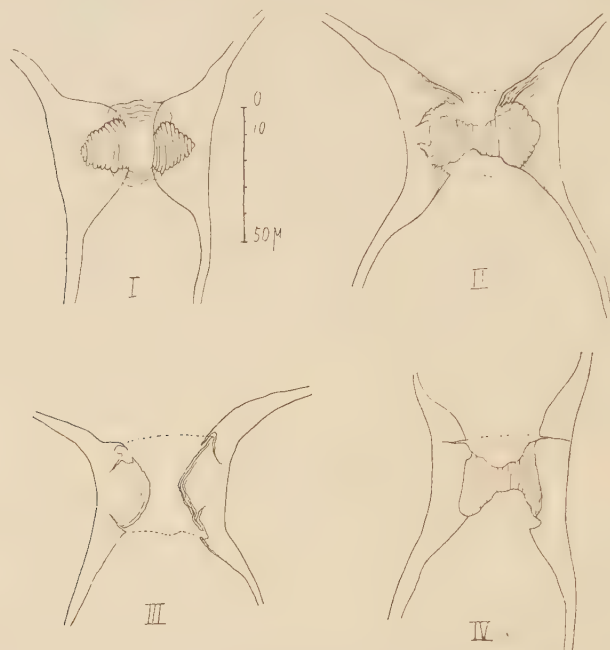


Fig. 29. — *Codium Bursa*. — Phases diverses de la destruction des diaphragmes. (Echantillons récoltés au mois d'avril.)

simples que composés, présentent un aspect déchiqueté tout spécial (fig. 29 et 30), tandis que le protoplasme vient s'insinuer dans les anfractuosités ainsi créées.

Ce sont là des phénomènes que l'on ne saurait confondre avec ceux que nous avons précédemment étudiés, où les contours des bourrelets étaient toujours nettement arrondis, comme il se produit pour une substance demi-fluide qui se gonfle progressivement. On a l'impression que le sens de la marche du phénomène est renversé, c'est-à-dire qu'il ne s'agit plus du refoulement du protoplasme par la gélification du bourrelet, mais d'une invasion du diaphragme gélifié par le protoplasme. Les choses ont nettement l'allure de phénomènes de désorgani-

des bourrelets et je pense que c'est à ce fait qu'elles doivent d'échapper à l'examen.

sation et, comme le contenu cellulaire s'est toujours montré parfaitement sain et normal à ce niveau, elles ne peuvent s'expliquer que par une *destruction des diaphragmes consécutive à*



Fig. 30. — *Codium Bursa*. — Destruction irrégulière des diaphragmes. A droite, diaphragme simple; à gauche, diaphragme composé. (Échantillons récoltés en avril.)

leur occlusion. C'est là un fait qui, à ma connaissance, n'avait pas encore été signalé.

Cette destruction, sur la signification de laquelle nous reviendrons plus loin, peut s'effectuer de différentes façons. Elle peut affecter une certaine régularité et ronger les diaphragmes par la partie interne en gagnant peu à peu la périphérie (fig. 29. I. II). Elle peut être aussi absolument irrégulière (fig. 30). De

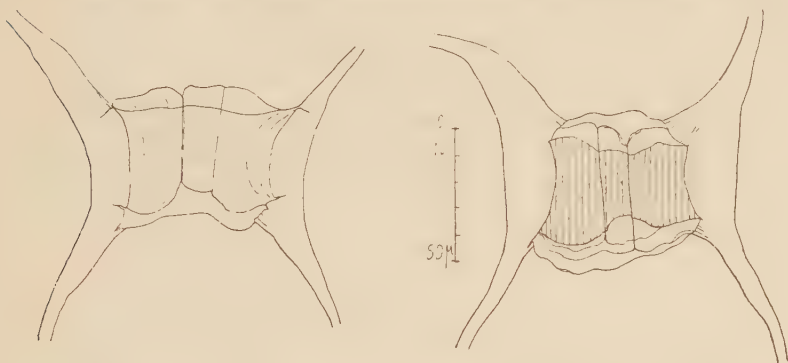


Fig. 31. — *Codium Bursa*. — Début de la destruction des diaphragmes composés (Échantillons récoltés en janvier.)

toutes façons nous aboutissons à un aspect analogue à celui de la figure 29. IV, où l'on voit les deux protoplasmes communiquer librement par un large canal ouvert entre ce que l'on peut appeler les « ruines » du diaphragme.

Les exemples cités jusqu'ici sont surtout relatifs à la destruc-

tion des diaphragmes simples, la figure 31 nous montre que les diaphragmes composés peuvent subir le même sort.

4° Enfin les diaphragmes ainsi détruits peuvent être de nouveau réédifiés pour recommencer le même cycle.

Le fait est établi par l'existence de formations analogues à celle qui a été représentée par la figure 32 B. Dans cet échantillon, l'occlusion est réalisée par le gonflement de lamelles dont la

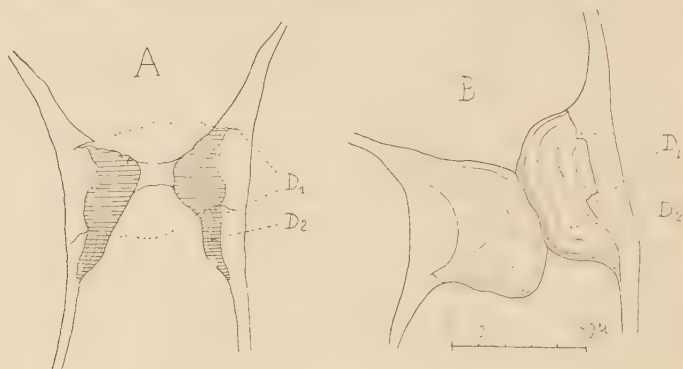


Fig. 32. — *Codium Bursa*. — Reconstitution des diaphragmes après une première destruction. En A (échantillon récolté en août), elle est encore inachevée ; en B (échantillon récolté en janvier), elle est entièrement terminée.

formation a été visiblement postérieure à la formation d'un premier diaphragme, suivie de sa destruction. L'emplacement de ce premier diaphragme est reconnaissable en D_1 , à la double fracture de la membrane primitive à ce niveau, et l'on peut se rendre compte que le second, D_2 , est de dimensions presque doubles, ce qui correspond à l'accroissement du filament pendant le laps de temps qui s'est écoulé entre la première gélification et la seconde.

Restait à saisir le mécanisme de cette réédification.

Il m'a paru, en examinant attentivement les points où s'était opérée une première destruction des diaphragmes et où les protoplasmes communiquaient librement, que certains d'entre eux n'avaient plus cet aspect déchiqueté que nous avons signalé plus haut : les contours en étaient arrondis et comme estompés. Il semble bien que nous prenions là sur le fait la reconstruction progressive du diaphragme qui s'effectuerait partiellement en continuité avec les attaches des anciennes lamelles et partiellement en se superposant à ces premières formations (Voir la

figure 32 A où les portions de membrane formées après la première destruction et qui se laissaient nettement distinguer de la membrane primitive, ont été figurées en hachures).

C. DISCUSSION DES RÉSULTATS. —

Telle m'a paru être l'évolution de ces formations. Les phénomènes de destruction et de reconstitution des diaphragmes se sont mieux prêtés à l'observation chez *Codium Bursa*, vu les dimensions sensiblement plus grandes des échantillons ; mais on peut les retrouver chez *C. tomentosum* : la figure 33 montre un cas très net de rétablissement de la continuité protoplasmique après une première gélification, dont les traces sont encore visibles, et peut-être d'une reconstitution concomitante du bourrelet.

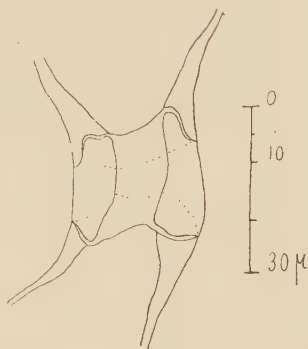


Fig. 33. — *Codium tomentosum*.
— Rétablissement de la continuité protoplasmique après destruction d'un diaphragme.

ARCANGELI avait déjà vu, et en partie figuré, ces phénomènes chez quatre espèces de *Codium* (*C. Bursa*, *C. tomentosum*, *C. Muelleri*, *C. adherens*). Il a bien observé que leur apparition était due à la formation d'un bourrelet, suivie d'une modification de la substance « progressant de l'intérieur vers l'extérieur », mais il n'avait point suivi la marche de cette modification, ni cherché à relier entre eux les différents aspects observés. Préoccupé surtout du côté physiologique de la question, et se basant sur ce que les « poils » des *Codium* présentent aussi à leur base de pareils diaphragmes, après occlusion desquels ils sont éliminés, il voyait là un mécanisme facilitant la multiplication de la plante, aboutissant donc, suivant la terminologie que nous avons adoptée, à un véritable *fractionnement*.

Il ne me semble pas que ce soit le vrai caractère de ces formations, ou du moins leur caractère *actuel*. Nous avons vu qu'à travers tous les diaphragmes simples ou composés de *Codium Bursa*, on pouvait fréquemment retrouver de fins trabécules reliant les deux masses protoplasmiques primiti-

vement contigües. Ces communications sont encore plus nettes chez *Codium tomentosum*, où elles sont revêtues de formations membraneuses protectrices. De plus, la destruction des diaphragmes et le fusionnement ultérieur des protoplasmes montrent que si un isolement complet est jamais réalisé, il n'a cependant qu'un caractère temporaire. Tout cela ne ressemble guère à un processus de multiplication.

Quelle peut donc être la signification de ces phénomènes? Je ne me flatte pas, par ces quelques observations faites sur des échantillons de provenances différentes, d'élucider une question qui réclamerait une étude approfondie et presque journellement suivie, sur des exemplaires vivants. Il m'a été donné cependant de faire une remarque qui, si elle était confirmée, serait d'une bonne indication.

Il était naturel de penser que ces fermetures et réouvertures successives des communications protoplasmiques étaient en rapport avec les périodes de végétation de la plante. Or, parmi les échantillons de *C. Bursa* que j'avais à ma disposition, certains avaient été récoltés en janvier, d'autres en avril et d'autres en septembre. Dans les exemplaires datant de janvier, la majorité des diaphragmes étaient obturés, mais un certain nombre d'entre eux présentaient l'aspect que j'ai interprété comme accusant leur destruction. Au mois d'avril, la plupart sont largement ouverts. En septembre, au contraire, on en trouve à nouveau un grand nombre qui sont obturés (c'est de ce moment que dataient les échantillons d'ARCANGELI et, si l'on se reporte à ses figures, on remarquera qu'il les représente tous fermés). Il est donc permis de penser que l'occlusion des diaphragmes coïnciderait avec la période hivernale, pour cesser au printemps et se rétablir graduellement au fur et à mesure de la période de végétation. Mais le phénomène se compliquant, d'une part, du fait que la croissance de l'algue ne semble jamais complètement interrompue et que l'on peut trouver en hiver des diaphragmes jeunes et ouverts; d'autre part, de l'intervention de phénomènes de cicatrisation consécutifs à la dégénérescence continue des filaments de la zone centrale (qui peuvent amener l'occlusion des diaphragmes, ainsi que nous l'avons vu plus haut; fig. 28), je ne donnerai provisoi-

rement cette interprétation que comme une hypothèse s'appliquant à la majorité des cas.

Par contre, c'est avec certitude que nous pouvons conclure de cette étude que les diaphragmes de *Codium* présentent de grandes analogies dans leur structure anatomique et dans le mécanisme de leur gélification, avec les formations précédemment étudiées chez *Bryopsis* et surtout chez *Derbesia*. Mais, tandis que chez *C. tomentosum* il y a résorption des substances gélifiées du diaphragme, ainsi que cela avait lieu chez *Derbesia*, chez *C. Bursa* ces substances ne disparaissent point et forment un magma occlusif comme chez *Bryopsis*.

Ces analogies sont plus frappantes encore lorsque l'on considère l'occlusion des gamétanges chez *C. tomentosum*. Débutant par les mêmes phénomènes, elle aboutit à la formation de deux membranes (les membranes secondaires) séparées par un espace vide (fig. 34), si bien que l'on croirait avoir affaire à un zoosporange de *Derbesia*.

Mais, en ce qui concerne les diaphragmes

situés sur les filaments végétatifs proprement dits, soit que leur occlusion ne devienne jamais complète, soit qu'elle ne soit que temporaire, elle n'aboutit plus, comme précédemment, à l'isolement d'individus différents, puisque tous les rameaux demeurent constamment groupés et solidaires.

Ce genre, qui, au point de vue de la disposition de son protoplasme, nous rappelle tantôt une Siphonale vraie et tantôt une Siphonocladiale, nous présente donc, *physiologiquement parlant*, un intéressant type de transition entre les algues à structure continue et les algues cloisonnées à cellules plurinucléées.

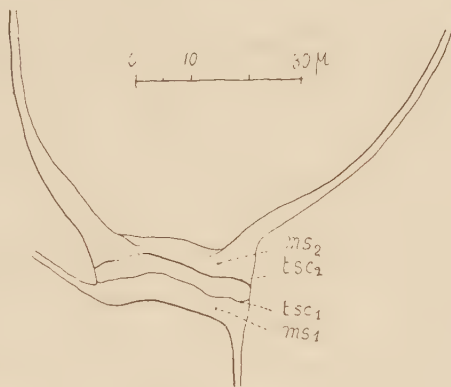


Fig. 34. — *Codium tomentosum*. — Occlusion d'un gamétange : ms_1 , ms_2 , membranes secondaires ; tsc_1 , tsc_2 , traces sous-cuticulaires de la gélification.

Mais les différences qui se manifestent entre ses diaphragmes, très complexes, et les cloisons simples des Siphonocladiales, nous montrent qu'ici le même but est atteint par d'autres moyens.

On peut, en effet, abstraction faite des phénomènes de reproduction et en envisageant seulement la morphologie du thalle, considérer les *Codium* comme des *Derbesia* dans lesquels les rameaux ne cesseraient que temporairement de rester en communication avec le filament primitif et continueraient à pouvoir proliférer dans les mêmes conditions, en enchevêtrant et en différenciant leurs filaments de façon à réaliser finalement le port caractéristique du thalle des *Codium*.

Sans préjuger du sens dans lequel a pu se faire cette évolution, il est intéressant de constater comment on peut passer du *fractionnement* simple à une sorte de *cloisonnement*.

2° PHÉNOMÈNES DE FRACTIONNEMENT CHEZ LES UDOTÉES.

Les épaisissements de la membrane que l'on rencontre chez la plupart (1) des autres Codiacées rappellent souvent par leur aspect ceux qui existent chez *Codium*. Cependant, bien qu'il m'ait été donné d'examiner un certain nombre de représentants de cette famille, je n'y ai jamais observé de formations aussi complexes que celles que nous venons d'étudier et les épaisissements ne paraissent s'accroître que par la formation régulière et normale de nouvelles couches, ainsi que cela a lieu chez *Pseudo bryopsis*.

Mais je ne disposais que de fragments tels que ceux que l'on peut distraire d'un herbier et l'on peut espérer, par l'examen des données bibliographiques que nous possédons à ce sujet, qu'une étude portant sur un grand nombre d'échantillons permettrait de retrouver de telles formations. Je me bornerai à mentionner brièvement les quelques faits qui légitiment, à mon sens, cette manière de voir.

En ce qui concerne l'occlusion des sporanges, HOWE (1.3) décrit chez *Arrainvillea nigricans* et chez *Halimeda scabra* des

(1) En ce qui concerne les échantillons observés (v. p. 185), ils ne manquaient que chez *Cladocephalus scoparius*.

bouchons « qui semblent formés d'un mucilage callosique plutôt que de cellulose ». Les figures de cet auteur ne permettent malheureusement pas de voir s'il s'agit là, comme il y a lieu de le supposer, de phénomènes de gélification rappelant ceux qui se présentent chez *Codium*. La figure donnée à ce sujet par A et E S. GEPP relativement à *A. erecta* paraît se rapporter à un échantillon dont l'occlusion n'était pas encore terminée.

En ce qui concerne le fractionnement du thalle, nous devons à SONDER une figure relative à *Chlorodesmis comosa*, d'après laquelle il semble bien que cet auteur ait eu sous les yeux un exemple de fractionnement par doubles membranes, tel que nous en avons constaté chez *Derbesia*.

On se souvient enfin de l'incertitude qui a régné pendant longtemps au sujet de l'état d'ouverture ou d'occlusion des épaississements annulaires que l'on rencontre dans le genre *Penicillus*. Il y eut d'abord à ce sujet une petite polémique entre KÜTZING (1), qui les prétendait ouvertes, et MONTAGNE (1.2), qui y voyait des « cloisons » véritables. HARVEY adopta cette dernière manière de voir. Plus récemment DE TONI, dans son Sylloge, sépare encore le genre *Espera*, à filaments septés, du genre *Penicillus* à filaments incomplètement septés, et cependant WORONINE (1) a montré que ces deux genres doivent être confondus en un seul. Une comparaison avec les phénomènes qui se passent chez *Codium* serait peut-être susceptible d'apporter un élément nouveau à la question et de nous expliquer les divergences des différents observateurs. Il se pourrait que les filaments fussent septés ou non, non seulement suivant leur âge, mais encore selon le moment de l'année auquel aurait été faite la récolte.

Il y a là, on le voit, un ensemble de questions qu'il serait intéressant d'approfondir et qui peut-être nous apporteraient de nouvelles données au point de vue des relations encore si peu connues entre Siphonales et Siphonocladiales.

§ 4. — Caulerpacées.

FRACTIONNEMENT DU THALLE CHEZ CAULERPA PROLIFERA.

Bien que les phénomènes que je vais maintenant examiner

soient très différents de ceux que nous venons d'étudier, ils seront néanmoins à leur place dans cette étude des procédés de fractionnement chez les Siphonales puisqu'ils aboutissent, comme nous le verrons, à une véritable multiplication de la plante.

On sait depuis longtemps [v. not. WAKKER et JANSE (1-2)] que des fragments du thalle du *Caulerpa prolifera*, arrachés à la plante mère, peuvent donner naissance à des individus nouveaux, en donnant d'une part des rhizoïdes et de l'autre des frondes assimilatrices. C'est même le seul procédé de reproduction qui soit actuellement connu chez cette algue. Mais ce qui est intéressant, et paraît au premier abord tant soit peu paradoxal, c'est que cette multiplication du végétal est la suite d'une dégénérescence survenant chez la plante mère après une certaine durée de végétation.

En examinant, en effet, des thalles de *Caulerpa prolifera* récoltés à Cannes au mois d'août, j'avais remarqué que les échantillons, bien développés, et dont quelques frondes étaient en parfait état, présentaient néanmoins, par endroits, des traces certaines de dégénérescence. Certaines d'entre elles avaient perdu toute turgescence, étaient devenues jaunâtres; d'autres, complètement fripées et hyalines, paraissaient vides de contenu. Les mêmes phénomènes pouvaient s'observer sur les stolons.

Ces régions malades ou mortes étaient irrégulièrement dis-

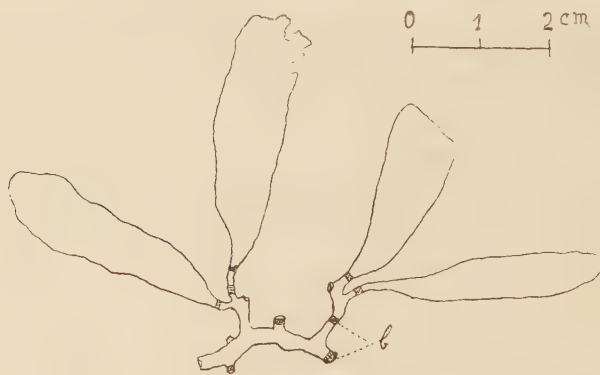


Fig. 35. — *Caulerpa prolifera*. — Portion d'un thalle récolté en août :
b, bouchons cicatriciels.

tribuées sur le rhizome ou sur les frondes et séparées des

parties saines par des productions cicatricielles affectant la forme de taches annulaires (fig. 35) dans le premier cas, de lignes plus ou moins irrégulières dans le second (fig. 36), qui

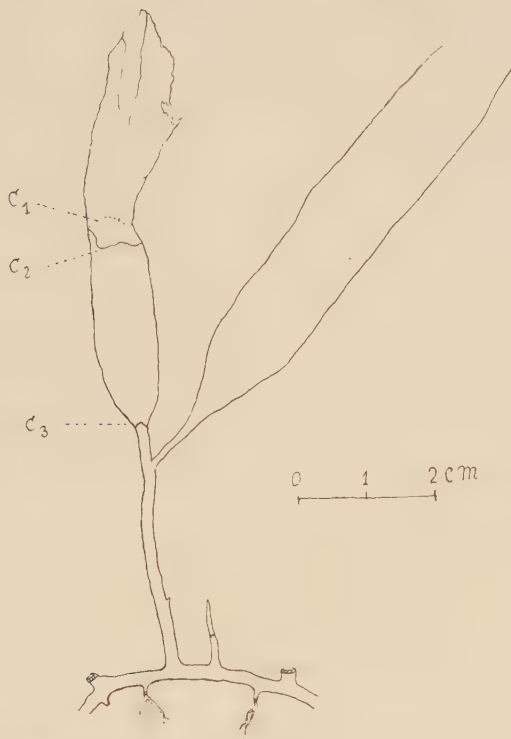


Fig. 36. — *Caulerpa prolifera*. — Portion d'un thalle récolté en août : c_1 , c_2 , c_3 , membranes cicatricielles successives isolant une fronde dégénérée.

tranchaient par leur coloration brunâtre sur le vert chlorophyllien des endroits indemmes ou le jaune pâle des parties atteintes.

Or, dans un envoi fait au mois de décembre, de la même localité, je fus frappé de l'abondance des fragments arrachés à des thalles adultes que j'y rencontrai (fig. 37), et auxquels la présence de rhizoïdes adventifs et de minces feuilles en lanières donnaient déjà l'aspect de régénération décrit par JANSE.

Ces fragments provenaient visiblement de la mise en lambeaux des thalles dont j'avais remarqué le mauvais état de végétation dès le mois d'août. Il me parut alors intéressant d'étudier de plus près le phénomène et de voir comment se

manifestaient, au point de vue anatomique, cette dégénérescence et ce fractionnement. Pour en mieux suivre la marche, il ne sera pas inutile de revenir un peu, au préalable, sur les phénomènes de cicatrisation proprement dits.

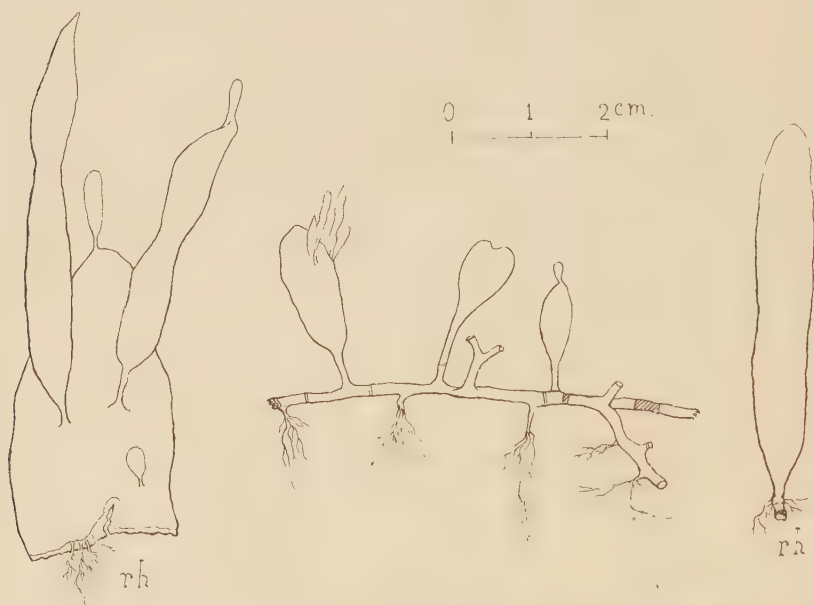


Fig. 37. — *Caulerpa prolifera*. — Fragments récoltés en décembre :
rh, rhizoïdes adventifs.

Nous avons vu que cette cicatrisation s'établissait, chez *Caulerpa*, en deux temps successifs : il se produit d'abord une coagulation du protoplasme immédiatement voisin de la blessure ; puis, à l'abri de cette première formation, il s'établit une membrane de cicatrisation. Mais il semble bien que le processus ne s'arrête pas là. Si l'on vient à faire une coupe dans la région d'un bourrelet cicatriciel, situé par exemple à l'extrémité d'une fronde, *par ailleurs en bon état de végétation* (fig. 38), on s'aperçoit aisément que les effets du traumatisme se font sentir dans une zone qui s'étend relativement loin de la partie directement lésée. L'épaisseur de la fronde y est notablement accrue, le protoplasme n'y possède point son aspect normal, les chloroleucites sont décolorés, et la zone centrale en est occupée par une sorte de gelée hyaline parcourue par de fines stries longitudinales. Enfin, au point

de vue spécial qui nous occupe, la membrane y est altérée, nettement gonflée, ainsi que les trabécules qui apparaissent comme beaucoup plus gros qu'ils ne le sont normalement et dont le gonflement s'accuse par l'écartement des fines lamelles concentriques qui les forment.

Il y a là un aspect de dégénérescence qui conduit à penser que l'occlusion de la blessure n'est que provisoire et insuffisante, et que les effets du traumatisme se font sentir progressivement assez loin jusque dans le reste de la fronde.

JANSE (2), qui a déjà signalé ce gonflement de la fronde au voisinage de la blessure, s'explique ce phénomène par une rupture des trabécules consécutive au traumatisme. L'écartement ultérieur serait dû à la turgescence : ce qui s'accorde avec sa manière de

voir relative au rôle des trabécules et avec les résultats généraux de ses expériences, bien connues, à ce sujet.

Cette interprétation, plausible dans certaines circonstances (notamment quand il s'agit d'un traumatisme par *pression* comme dans les expériences de cet auteur), ne me satisfait pas entièrement, au moins quand elle est présentée sous cette forme. Les trabécules sont des formations résistantes, et l'on ne voit pas bien pourquoi une mutilation de la fronde en provoquerait régulièrement la rupture dans une région qui n'est pas directement atteinte par cette mutilation.

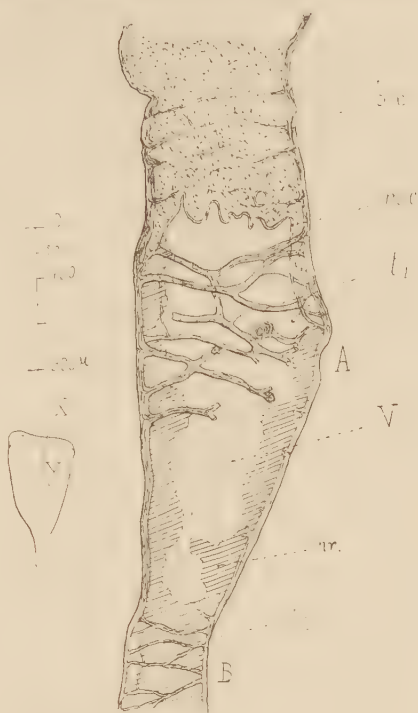


Fig 38. — *Caulerpa prolifera*. — Coupe XY au niveau d'un bourrelet cicatriciel situé à l'extrémité d'une fronde. Les effets du traumatisme se font sentir au delà du bouchon cicatriciel (*bc*) et de la membrane de cicatrization (*mc*): A, partie atteinte; B, partie saine; *t*₁, trabécules gonflés; *t*₂, trabécules normaux; *pr*, protoplasme; V, vacuole centrale.

S'ils cèdent à l'effort de la turgescence, c'est, à mon sens, parce qu'ils sont, eux aussi, attaqués par le processus de dégénérescence qui se manifeste aux abords de la blessure et qui, gonflant et désagrégeant les différentes lamelles constitutives, a pour effet de les rendre moins résistants.

Quelquefois ce gonflement des trabécules aboutit à une véritable gélification, c'est ce que l'on peut voir au niveau de la plupart des bouchons cicatriciels où ces formations ne nous apparaissent souvent plus que comme de fins linéaments, excessivement ténus, et réduits à ce que j'ai appelé leur filament axial. Il est donc très probable que non seulement le contenu protoplasmique, mais encore les substances mises en liberté par la gélification des trabécules, peuvent jouer un rôle dans la production des bouchons cicatriciels chez *Caulerpa* (4).

Dans l'exemple que nous avons sous les yeux (fig. 38) cette gélification, qui avait eu lieu déjà dans la zone du bouchon cicatriciel, était en train de se poursuivre de l'autre côté de la membrane cicatricielle dans la zone A, et elle aurait vraisemblablement eu pour résultat la formation d'une seconde membrane de cicatrisation en B. Il n'est pas rare, en effet, de voir, sur des échantillons de *Caulerpa*, ces formations se succéder, soit en zones plus ou moins concentriques, soit, comme dans le cas de la figure 36, à des intervalles relativement éloignés.

Ce sont des phénomènes très analogues qui nous conduisent aux phénomènes de fractionnement du thalle que je me suis proposé d'étudier.

Suivons, par exemple, par des coupes pratiquées à différents stades de leur formation, l'évolution de ces productions cicatricielles sur un stolon. La dégénérescence se manifeste d'abord à nous par un changement de consistance et d'aspect du contenu protoplasmique qui devient jaunâtre en même temps que disparaissent les chloroleucites et la plupart des grains d'amidon. Le changement paraît débiter à la périphé-

(4) La méthode des colorants ne fournit malheureusement que peu d'éclaircissements à ce sujet. Car on ne peut débarrasser ces formations des substances azotées qu'elles renferment sans en faire disparaître également les autres constituants. Or ces substances retiennent fortement la plupart des colorants, on ne peut donc pas faire grand fond des colorations obtenues.

rie et gagner peu à peu le centre du stolon. Bientôt la partie malade ne renferme plus qu'une substance jaune, translucide, finement striée dans le sens de la longueur et analogue à celle que l'on peut voir au milieu de la partie A de la figure 38. Les trabécules subissent les modifications signalées plus haut et la membrane elle-même se montre altérée, comme on en peut juger par l'écartement des lamelles constituantes. Cette mortification gagne de proche en proche le contenu du stolon sur une longueur qui peut aller jusqu'à quelques millimètres.

A un moment donné, cependant, le protoplasme environnant se défend contre elle : il se forme une membrane de cicatrisation s'appuyant aux trabécules, ce qui rend son trajet très compliqué et sinueux et son observation parfois difficile (fig. 39). Il se produit alors un durcissement de la gelée qui remplit la zone malade et, fait assez curieux, ce durcissement progresse en volutes irrégulières d'une façon centrifuge par



Fig. 39. — *Caulerpa prolifera*. — Disposition de la membranecicatricielle entre une portion de stolon malade, G, et la portion saine, S.

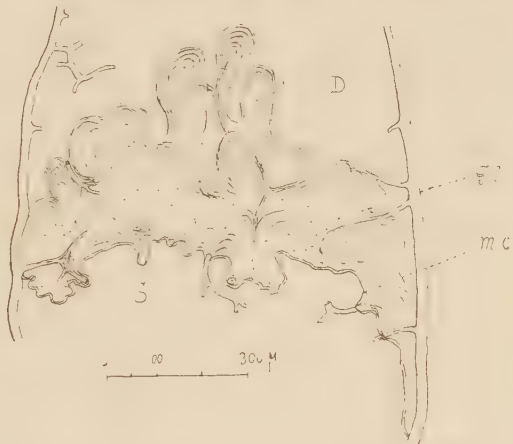


Fig. 40. — *Caulerpa prolifera*. — Formation d'un bouchon cicatriciel entre la partie saine, S, et la partie dégénérée, D, d'un stolon ; mc, membrane cicatricielle ; gc, gelée cicatricielle.

rapport au protoplasme sain (fig. 40), comme s'il y avait de sa part sécrétion de substances qui diffuseraient à travers la membrane cicatricielle et causeraient peu à peu la coagulation de la masse gélifiée à leur contact. On peut d'ailleurs observer fréquemment le même phénomène dans la production des bouchons cicatriciels consécutifs à une bles-

sure, tels que celui que nous avons étudié plus haut (fig. 38).

Peu à peu la partie intéressée du stolon se trouve entièrement occupée par cette masse durcie. Mais il y a là désormais, par suite des phénomènes de désorganisation de la membrane que j'ai signalés à ce niveau, une zone de moindre résistance qui bientôt aboutira, par sa rupture, à la fragmentation de la plante et par conséquent à la mise en liberté des parties encore saines.

Il est difficile de voir là un phénomène de multiplication proprement dit, puisque la fragmentation de la plante en plusieurs individus nouveaux ne nous apparaît que comme la conséquence de la résistance de certaines portions du protoplasme contre la mortification, et de leur isolement successif par des productions cicatricielles.

Il n'est pas moins intéressant de voir ce phénomène, qui se présente d'abord à nous sous l'aspect d'une véritable dégénérescence, aboutir finalement à un vrai bouturage de la plante et, par l'action des courants et des marées, qui vont entraîner ces fragments, à une extension possible de son aire géographique. On voit cependant combien ce procédé de fractionnement du thalle diffère de ceux que nous avons rencontrés antérieurement et combien il leur est inférieur puisqu'il ne va pas, pour le végétal, sans une perte considérable de substance.

CAS DE CAULERPA HYPNOIDES.

REINKE a signalé la présence, à l'extrémité des ramules de *C. hypnoides*, de fines membranes qui délimiteraient en ce point une courte cellule apicale. On saisit tout l'intérêt que pourraient présenter de telles formations au point de vue de la question, toujours ouverte, des rapports entre Siphonales et Siphonocladiales. Bien que j'aie soigneusement examiné à ce point de vue un échantillon de cette espèce provenant de l'herbier du Muséum, je n'ai jamais pu y observer de telles membranes. Ceci prouve qu'elles n'existent pas toujours, mais ne suffit certainement pas à démontrer qu'elles ne peuvent jamais se rencontrer. Cependant, si je n'ai pas vu de telles cellules apicales, j'ai souvent trouvé réalisé un aspect qui s'en rapproche un peu, et je ne serais pas étonné qu'il s'agisse là, en définitive, du phénomène qu'avait pu observer REINKE.

L'extrémité de ces ramules est assez souvent, en effet, le siège d'une dégénérescence assez semblable dans ses apparences à celle que nous venons d'étudier. On peut voir le con-

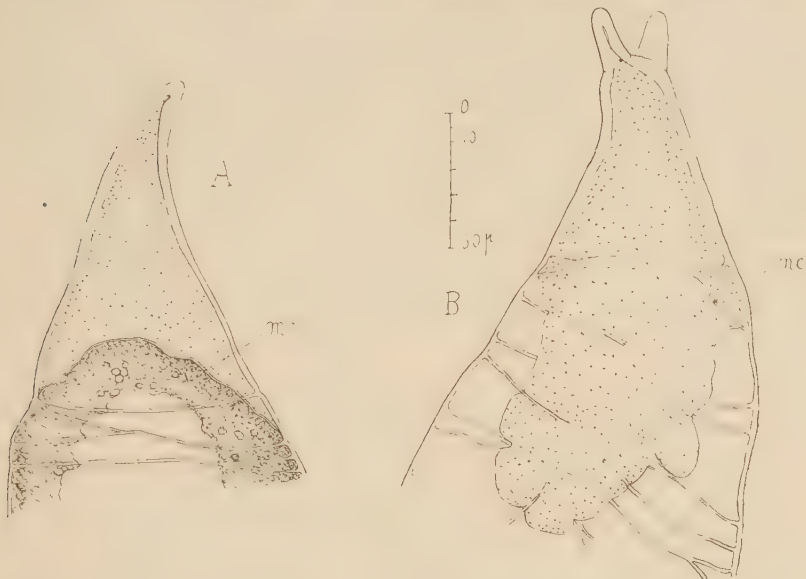


Fig. 41. — *Caulerpa hypnoides*. — Dégénérescence de l'extrémité apicale des ramules en écailles. En B, la dégénérescence a gagné le protoplasme au delà de la première membrane cicatricielle : mc.

tenu, devenu jaunâtre et comme aggloméré, isolé des parties saines par une membrane de cicatrisation (fig. 41, A).

Ce phénomène, qui peut se retrouver chez d'autres espèces de *Caulerpes*, n'avait pas échappé aux observateurs. On peut lire à ce sujet les lignes suivantes dans le mémoire de M^{me} WEBER VAN BOSSE (2, p. 263) : « J'ai été frappée, en examinant les filaments du *C. fastigiata*, de voir le sommet de plusieurs filaments rempli de chromatophores encore d'une intense couleur verte. Dans d'autres filaments, la couleur verte avait fait place à une nuance jaunâtre et je remarquais une cloison qui sépare le sommet du reste du filament. SUHR, dans sa révision des algues du Cap du D^r ECKLON, appelle l'attention sur un fait analogue, observé par lui chez le *C. ligulata* et il suppose que ce fait puisse avoir rapport à une formation d'organes reproducteurs. »

Étant donné l'aspect de ces taches, qui rappellent celles que

l'on voit si fréquemment sur les frondes de *Caulerpa prolifera*, où elles sont de même isolées par une membrane cicatricielle, sans que l'on ait cherché à les expliquer de la même façon ; étant donné aussi le fait que l'on peut les voir s'agrandir et se prolonger vers la base de l'écaille (fig. 44, B), il semble bien qu'il s'agisse seulement d'un phénomène commun de dégénérescence, qu'il n'est pas surprenant de voir apparaître en cette région de la feuille, plus exposée aux chocs et aux ennemis de toute sorte. Peut-être aussi l'hypothèse de SUHR contient-elle sa part de vérité, mais, en tout cas, les exemples que j'avais sous les yeux portaient la marque nette d'un phénomène de cicatrisation et non de fractionnement de la plante.

§ 5. — **Vaucheriacees.**

LES PHÉNOMÈNES DE FRACTIONNEMENT CHEZ VAUCHERIA.

Les exemples étudiés jusqu'ici appartenaient tous à la série calloso-pectique des Siphonales : voyons maintenant ce qui se passe dans le cas d'une algue à membrane cellulo-pectique.

Mes recherches ont porté principalement sur deux espèces de *Vaucheria* (*V. sessilis* et *V. ornithocephala*) qui se conservent aisément en cultures pendant plusieurs mois. Elles ont été ensuite corroborées par l'examen de plusieurs échantillons conservés, soit dans l'alcool, soit à l'état sec, et dont il a été fait mention dans la première partie de ce travail.

Il peut se rencontrer sur les thalles de *Vaucheria* deux sortes de formations membraneuses aboutissant à un morcellement du contenu protoplasmique : les unes situées sur les filaments végétatifs proprement dits, les autres séparant de ces filaments les zoosporanges ou les organes reproducteurs.

1° *Fractionnement intéressant les organes végétatifs proprement dits.* — Il n'est pas rare, si l'on observe au microscope des filaments de *Vaucheria*, de voir qu'ils sont interrompus de place en place par de fines membranes perpendiculaires à l'axe du filament.

Elles sont dues, en premier lieu, à ce que le contenu protoplasmique, qui se porte toujours à la partie apicale du filament,

ne s'accroît pas proportionnellement autant que la membrane qu'il allonge sans cesse. Il abandonne alors peu à peu les parties vieilles du filament, en se protégeant par de nouvelles membranes, et l'on peut fréquemment ainsi en trouver plusieurs à la suite les unes des autres,

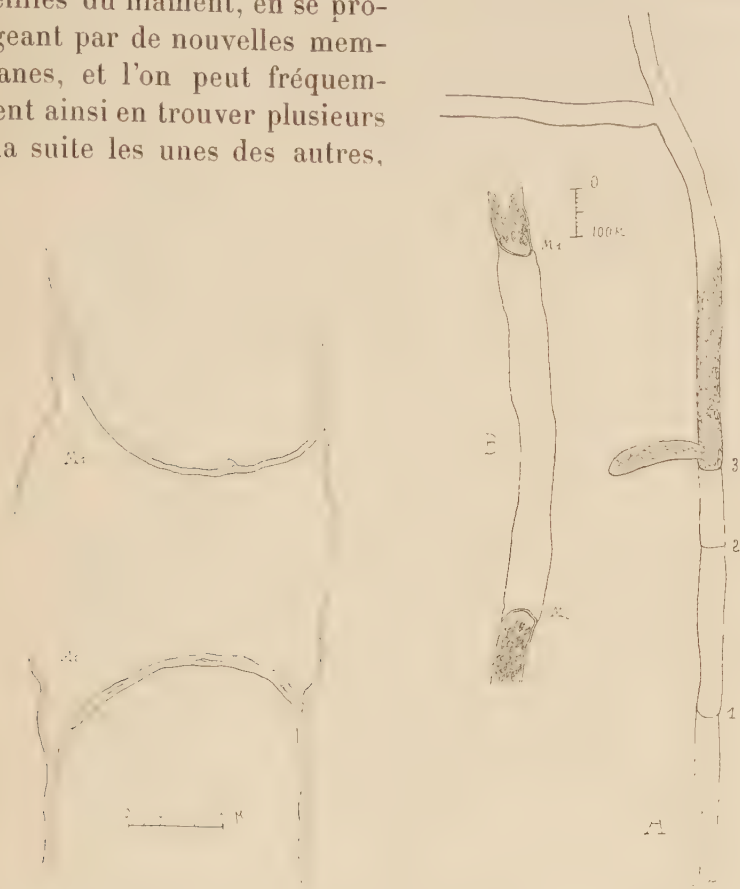


Fig. 42. — *Vaucheria sessilis*. — Membranes de cicatrisation : A, abandon successif des parties âgées par le protoplasme ; B, dégénérescence de la partie médiane d'un filament ; C, insertions des membranes cicatricielles M₁, M₂.

jalonant les différentes étapes de ce déplacement (fig. 42, A).

Il peut arriver, en second lieu, qu'un traumatisme ou une dégénérescence partielle viennent à atteindre le filament dans sa portion moyenne : on assistera alors à la formation de membranes affrontées, séparées par un espace vide ou mortifié plus ou moins long (fig. 42, B, C.).

Dans tous les cas, ces formations, qui peuvent, ainsi que nous l'avons vu précédemment, devenir assez épaisses, se

présentent à nous comme de petits ménisques s'appuyant par leurs bords à la membrane externe du filament et revêtant de leur face concave la fraction de protoplasme qui leur a donné naissance. Ce sont là de simples membranes cicatricielles dont la production se rattache aux phénomènes de « réduction cellulaire » étudiés par HANSTEIN et qui sont très analogues à celles que VAN TIEGHEM et MANGIN (12) ont décrites chez les Mucorinées.

Il faut toutefois remarquer, que leur formation aboutit souvent à une multiplication de la plante par fractionnement puisque, si la portion de membrane évacuée par le protoplasme vient à se rompre, chacune des deux parties isolées peut croître de son côté et donner une nouvelle plante. Elle établit donc une liaison entre ces cas de cicatrisation pure et ceux où chacun des fragments ainsi isolés se revêt d'une membrane épaisse en donnant de véritables kystes ainsi que STAHL en a décrit chez *V. geminata* et SCHAARSCHMIDT chez *V. sessilis*.

2° *Phénomènes d'occlusion à la base des zoosporanges et des organes de reproduction.* — Depuis les premières observations de VAUCHER, de TRENTÉPOHL et de UNGER (1. 2.) la formation des zoosporanges a été maintes fois étudiée [voir not. THURET (1), STRASBURGER (1), BERTHOLD (3), KLEBS (3), ERNST (3)]. Celle des organes sexués a été principalement suivie par PRINGSHEIM (1), DE BARY, SOLMS-LAUBACH, WORONINE (2), OLTMANS (1), DAVIS (1) et HEIDINGER.

On sait à quels phénomènes particuliers donne lieu, tant pour la formation des zoospores que pour celle des oosphères et de la cellule mère des anthérozoïdes, la fragmentation des masses protoplasmiques, et comment une membrane apparaît brusquement entre elles, après oblitération de la zone hyaline qui les séparait tout d'abord. Mais, au point de vue de la structure propre de cette membrane, nous ne possédons que peu de données.

Faut-il se borner à voir là une simple « cloison » homogène, ainsi que le font la plupart des auteurs? Doit-on penser qu'elle est donnée seulement par le protoplasme du filament axial, ainsi qu'il a paru à OLTMANN (l. c.), sans qu'il en eût acquis

la certitude absolue, dans le cas de la formation des organes de *V. clavata* et *V. fluitans*; ou faut-il la considérer comme formée par la juxtaposition de deux lamelles, ainsi que ERNST (3) l'a montré dans les zoosporanges de *V. piloboloides*? Mes observations s'accordent avec la dernière de ces manières de voir.

a) *Zoosporanges*. — Il suffit, pour se rendre compte de cette double formation de la membrane séparatrice, de laisser

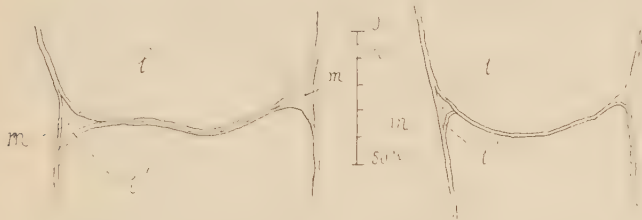


Fig. 43. — *Vaucheria sessilis*. — La structure double de la membrane limitant les zoosporanges est mise en évidence par le méat circulaire *m*, que laissent entre elles les deux lamelles *l, l'*, après un court passage dans l'eau de Javel.

macérer dans l'eau de Javel pendant quelques minutes des zoosporanges non encore tout à fait mûrs. On voit alors distinctement, même sans les colorer, les deux lamelles (*l, l'*, fig. 43) qui laissent à leur point de raccord avec la membrane primitive un méat circulaire.

On pouvait m'objecter que c'était là un résultat artificiel; que les deux lamelles constituaient des couches ultérieures d'accroissement; que la membrane initiale pouvait être formée d'une cloison unique formée de matières pectiques, comme c'est le cas dans les cloisons des plantes supérieures, et que cette cloison primitive avait pu être altérée et rendue inobservable par l'action de l'hypochlorite : aussi ai-je tenu à vérifier le fait sans intervention d'un réactif quelconque.

Si, après avoir suivi au microscope la formation d'une de ces membranes, on vient, quelques instants après son apparition, à exercer une légère pression sur le couvre-objet, de façon à déchirer la membrane propre du zoosporange et à en expulser partiellement le contenu au dehors, on peut, en opérant délicatement et graduellement, voir la membrane de séparation, primitivement rectiligne, se dédoubler en deux lamelles qui se décollent par les bords jusqu'à former deux ménisques opposés par leur convexité.

Ce sont bien là des membranes cellulósiques véritables, car, en fixant immédiatement la préparation par l'alcool absolu et en ajoutant une goutte d'acide iodhydrique iodé que l'on essuie aussitôt, puis en observant à l'eau (ces lamelles jeunes sont alors devenues immédiatement liquéfiables dans la glycérine ou le chloral glycériné), on les voit nettement colorées en bleu. Nous pouvons donc remarquer accessoirement que la cellulose apparaît de très bonne heure dans ces formations. En outre, l'emploi du rouge de Ruthénium qui les colore vivement ne montre jamais, entre elles, la moindre trace d'une cloison médiane.

Leur structure, et par conséquent leur origine *double* me paraît donc clairement établie.

b) *Oogones et anthéridies*. — Il en est de même dans le cas des oogones et des anthéridies, où l'on peut, bien que plus mal-



Fig. 44. — *Vaucheria sessilis*. — Structure double de la membrane isolant l'oogone et l'anthéridie : ms_1 , ms_2 , membranes secondaires ; mp , membrane protoplasmique. A gauche, préparation obtenue par écrasement ; à droite, échantillon naturel.

aisément, réaliser la même expérience (fig. 44). Le fait peut même s'y produire naturellement (1) et il m'est arrivé de trouver à la base d'une anthéridie vide de *V. sessilis*, qui semblait normalement évoluée, les deux lamelles définitivement écartées l'une de l'autre et constituées en double membrane (fig. 44).

Cette origine double de la membrane séparatrice se reconnaît dès les premiers stades de la formation des oogones (fig. 45)

(1) Le fait est digne de remarque, car il est de nature à nous expliquer l'origine des « cellules intercalaires » décrites à la base des fructifications chez un certain nombre d'espèces de *Vaucheria* (*synandra*, *piloboloides*, etc.). Il ne serait pas étonnant que ces « cellules » fussent seulement des *méats agrandis*, dus à la fréquence plus grande du phénomène que j'ai pu observer chez *V. sessilis*.

et peut même se retrouver encore après la fécondation (fig. 46).

Conclusions. — Donc, qu'il s'agisse des zoosporanges ou des

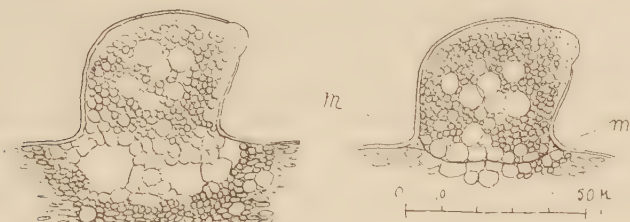


Fig. 45. — *Vaucheria sessilis*. — Premiers stades de formation de la membrane à la base d'un oogone : sa double origine est prouvée par la présence du méat, *m*.

organes reproducteurs, la membrane séparatrice est toujours due à la réunion de deux lamelles formées chacune par l'une des deux masses protoplasmiques séparées.

Nous pouvons encore considérer la formation de cette membrane comme une simple application de la loi de revêtement du protoplasme que j'ai rappelée à propos des phénomènes de cicatrisation. Chacun des fragments de la plante, zoospore, oosphère, cellule mère des anthérozoïdes, filament porteur, se cicatrise après les phénomènes connus qui accompagnent le fractionnement.

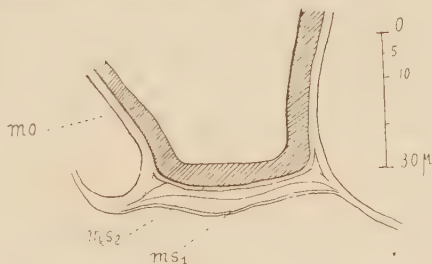


Fig. 46. — *Vaucheria sessilis*. — Insertion d'un oogone après fécondation : *mo* membrane propre de l'œuf ; *ms₁*, *ms₂*, membranes secondaires.

Les deux lamelles ainsi formées sont donc comparables à ce que j'ai appelé les *membranes secondaires* chez les précédentes Siphonales ; seulement ces deux membranes se présentent comme étroitement accolées, de façon à simuler une membrane unique.

Ce fait est dû, en partie, à ce que le fractionnement présente ici avec les cas que nous avons suivis chez les autres Siphonales, cette grosse différence que la membrane de la plante mère n'y prend aucune part.

En effet, il n'a jamais été signalé chez *Vaucheria* le moindre gonflement de la membrane primitive au moment de l'occlu-

sion des zoosporanges. En ce qui concerne la formation des oogones SOLMS-LAUBACH avait décrit chez *Woroninia dichotoma* (*V. dichotoma*) des phénomènes qui semblaient déceler, avant la formation de la membrane d'occlusion, un gonflement sinon une gélification de la membrane primitive; mais HEIDINGER a montré ensuite qu'il s'agissait seulement d'un simple décollement et d'une déchirure des couches les plus externes de cette membrane, dus à la croissance exceptionnellement rapide du rameau destiné à donner l'oogone.

Il faut cependant signaler que l'on peut quelquefois remarquer à la base des oogones de *Vaucheria sessilis* un léger gonflement de la membrane primitive (fig. 46). Est-il dû aux phénomènes que signale HEIDINGER, ou ne faut-il pas y voir plutôt comme une réminiscence de ce qui a lieu chez les autres Siphonales? Les considérations systématiques que nous développerons prochainement tendraient à nous faire pencher vers cette deuxième hypothèse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE LA SECONDE PARTIE

De l'examen et de la comparaison des résultats que nous a fournis l'étude de ces diverses espèces de Siphonales, on peut retenir les quelques données suivantes :

1^o Le morcellement du thalle peut résulter, chez les Siphonales, soit de la seule dégénérescence de la plante mère, soit d'une séparation préalable des masses protoplasmiques, suivie de la formation d'une membrane d'origine double (*Bryopsis*, *Pseudobryopsis*, *Derbesia*, *Codium*, *Vaucheria*) dont l'apparition peut être considérée comme un cas particulier du principe de revêtement du protoplasme, mis en lumière par VAN TIEGHEM chez les Mucorinées.

2^o Il est donc très différent, au point de vue anatomique, du cloisonnement tel qu'il a été signalé jusqu'ici chez les autres algues vertes, où il aboutit à la formation d'une membrane d'abord simple et qui, ainsi que le fait remarquer STRASBURGER (1) dans le cas de *Cladophora*, « ne peut être par aucun procédé séparée en deux lamelles » et ne saurait être considérée

« comme un étranglement de quelque sorte que ce soit » (*l. c.*, p. 203).

3° Au point de vue physiologique, il respecte le plus souvent la structure *continue* de la plante en aboutissant à la formation d'individus nouveaux. Cependant les genres *Codium* et peut-être *Pseudobryopsis* peuvent, dans certains cas, présenter une organisation qui rappelle celle des Siphonocladiales.

4° Dans le groupe de Siphonales où la *callose*, associée aux composés pectiques, peut-être considérée comme une substance fondamentale de la membrane, ces phénomènes sont le plus souvent accompagnés d'un *épaississement* ou d'une *gélification de la membrane primitive* au point où se produit la séparation des protoplasmes. Cet épaississement et cette gélification manquent chez les algues à membrane purement cellulosique-pectique.

5° L'étude du mécanisme même de cette gélification nous a montré qu'il existait de grandes analogies dans la façon dont s'effectue le morcellement du thalle pour les genres *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*.

6° Enfin, nous avons eu l'occasion de voir que les membranes cicatricielles qui simulent des cloisons sur les filaments de *Vaucheria* sont anatomiquement et physiologiquement comparables à celles que l'on rencontre chez les *Mucoracées*. D'autre part, les épaississements de la membrane, qui sont si fréquents dans le groupe des Siphonales à membrane callosique, ne sont pas sans nous rappeler les boutons et les bouchons de callose que MANGIN (6) a décrits chez les *Péronosporacées*. C'est là un mode de morcellement de la plante un peu analogue, bien qu'il se présente chez les Siphonales avec plus de régularité dans les formes, et surtout plus de complexité.

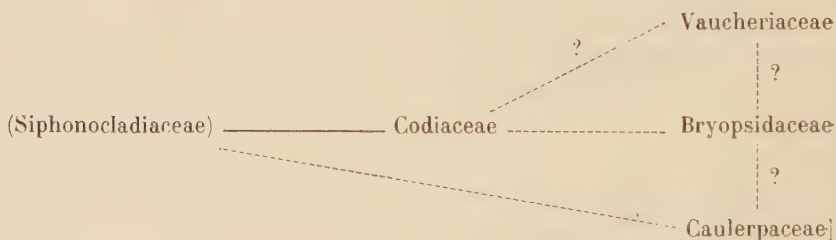
Si l'on se rappelle que la callose entre dans la composition de toute la membrane des *Péronosporacées*, tandis qu'elle n'apparaît que localement chez les *Mucoracées*, dont la membrane est cellulosique ou chitineuse, on s'aperçoit que, *sans qu'il y ait identité, il existe cependant un certain parallélisme dans les formations qui accompagnent le morcellement du thalle chez les Algues et chez les Champignons à structure continue, selon que la callose entre ou non, à titre fondamental, dans la composition de leur membrane*

TROISIÈME PARTIE

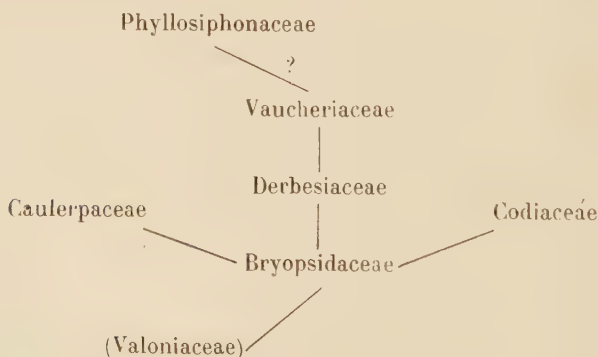
REMARQUES SUR LA SIGNIFICATION DES RÉSULTATS OBTENUS AU POINT DE VUE DE LA CLASSIFICATION DES SIPHONALES.

Il suffit de jeter les yeux sur le tableau résumant les affinités des diverses familles de Siphonales, publié en 1905 par un algologue des plus érudits, OLTMANN (2) pour voir quelles incertitudes subsistent encore à ce sujet (v. T. II).

TABLEAU II.



Liaisons entre les principales familles de Siphonales d'après Oltmanns, 1905.
(L'auteur rapproche, dans le corps même du traité, les Derbesiacées des Bryopsidacées, mais en faisant toutes réserves.)



Liaisons entre les principales familles de Siphonales d'après Wille, 1911.

WILLE semble à première vue plus affirmatif si l'on considère le tableau qui précède son traité général des algues vertes

dans le supplément de 1911 des *Pflanzen-Familien d'Engler et Prantl* (v. T. II). Cependant, en lisant les considérations systématiques dont il fait suivre l'étude de chaque famille, on se rend bien compte de ce que l'auteur n'entend donner là que la représentation schématique d'un ensemble de probabilités.

D'autre part BOHLIN, se basant, comme on le sait, sur la morphologie des éléments reproducteurs mobiles, rejette complètement les *Vaucheria* de la série des Siphonales pour les placer avec *Botrydium* et *Phyllosiphon* dans le groupe tout différent des *Heterocontae* (V. BLACKMANN et TANSLEY). Si l'on songe que cette manière de voir repose sur un caractère que bien des botanistes se sont accordés jusqu'ici à regarder comme essentiel, il faut convenir que la question des rapports que présentent entre elles les différentes Siphonales est encore loin d'être définitivement tranchée. Je ne tenterai pas, après cette brève étude, de résoudre un problème au sujet duquel tant de spécialistes éminents ont envisagé des solutions si différentes. Je me bornerai à me demander si les recherches qui précèdent ne sont pas susceptibles d'apporter à ce point de vue quelques données nouvelles.

L'examen anatomique des phénomènes de fractionnement et de cloisonnement nous a montré qu'il existait entre *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium* certaines analogies qui concordaient avec l'identité de composition chimique de leur membrane, tandis que les *Vaucheria*, qui s'écartent du groupe précédent sous le rapport du premier de ces caractères, s'en éloignent également en ce qui a trait au second. Mais pouvons-nous aller plus loin et se manifeste-t-il, pour le groupe considéré, une liaison entre la nature chimique de la membrane et l'ensemble des autres affinités systématiques ?

I. — Un certain nombre de faits tendraient à le prouver :

1^o Nous avons vu, dans la première partie de ce travail, que l'on pouvait d'abord distinguer chez les Siphonales deux types assez différents de constitution chimique de la membrane (v. T. I). Dans le premier, comprenant les Caulerpacées, les Bryopsidacées, les Derbesiacées, les Codiacees et le genre *Dichotomosiphon*, la *callose* figure (à part quelques exceptions

que nous examinerons ensuite, comme constituant fondamental, à côté des composés pectiques; dans le second, comprenant les genres *Phyllosiphon* et *Vaucheria*, les composés pectiques sont associés, non plus à la callose, mais à la *cellulose*.

Or, pour ce qui est du genre *Vaucheria*, la disposition filamenteuse étalée du thalle, l'absence complète des étranglements et des épaisissements de la membrane que l'on rencontre si fréquemment chez les autres Siphonales, le procédé très simple par lequel s'effectue le fractionnement de la plante, la présence d'huile et non d'amidon comme produit d'assimilation, enfin son mode de reproduction, soit par zoospores multiciliées, soit par fécondation de gamètes femelles immobiles, le mettent très à part dans l'ensemble de ce groupe. Sans aller, comme l'école de BOULIN, jusqu'à en faire le représentant d'une famille tout à fait indépendante des autres Siphonales, la plupart des botanistes s'accordent néanmoins à l'en considérer comme assez éloigné.

En ce qui concerne *Phyllosiphon*, les différences sont encore plus marquées, et bien que l'on tende en général à voir en lui un *Vaucheria* dégénéré, son mode de vie parasitaire, l'absence de tout cloisonnement sur son thalle, et sa reproduction par spores multiples, l'éloignent même de ce dernier genre.

D'un autre côté, les familles de la première série présentent un ensemble de caractères qui les rapprochent entre elles plutôt que des Vauchériacées; aussi sont-elles toujours groupées, de façon différente quelquefois, mais dans le voisinage les unes des autres, par les divers classificateurs. Exception faite des organes reproducteurs, les Bryopsidacées offrent, comme nous l'avons dit déjà, bien des points communs avec les Derbesiacées. L'existence de trabécules internes signalée chez certains *Bryopsis* crée un lien entre ce genre et *Caulerpa*. Les phénomènes de reproduction sont en outre très comparables chez *Bryopsis* et *Codium*.

La première distinction que nous avons été amenés à faire chez les Siphonales, en nous basant exclusivement sur les caractéristiques chimiques de la membrane, correspond donc bien (exception faite du genre *Dichotomosiphon*, sur lequel nous reviendrons plus loin) à des différences essentielles qu'avait

déjà mises en lumière l'étude des autres caractères morphologiques de ces algues, donc à une division naturelle du groupe considéré.

2^o Nous avons vu, en outre, qu'en ce qui concerne la série caloso-pectique, il y avait lieu de considérer deux variétés de constitution chimique de la membrane : selon que la cellulose y pouvait être décelée en petite quantité ou non. L'une se rencontre chez les Bryopsidacées, les Derbesiacées et les Codiacees, l'autre chez les Caulerpacées et les Udotées.

En ce qui concerne la dernière, rien ne nous autorise à rapprocher les Caulerpacées des Udotées plutôt que du reste des Siphonales; mais en ce qui a trait à la première, outre les caractères communs rappelés à l'instant, l'étude des phénomènes de fractionnement nous a montré qu'il existait à ce point de vue, entre les Bryopsidacées, les Derbesiacées et les Codiacees, des analogies qui révèlent entre ces familles une certaine parenté.

Il semble donc que l'on puisse conclure *qu'à des groupes voisins correspond une membrane d'une nature chimique analogue*, sans que la réciproque soit forcément vraie puisque, comme je le disais plus haut, il n'y a aucune raison de penser que les Caulerpes soient plus voisines des Udotées que les autres Siphonales.

II. — Cependant, même énoncé sous cette forme, ce principe comporte un certain nombre d'exceptions, si l'on s'en tient aux cadres actuels de la classification, et l'on peut voir, en se reportant au tableau I, que des espèces considérées comme voisines accusent de notables différences dans la constitution chimique de leur membrane.

Nous allons maintenant examiner et discuter ces cas aberrants.

1^o Quelquefois des différences se manifestent entre espèces d'un même genre. Ce seraient certainement les plus graves et elles infirmeraient complètement la valeur systématique du caractère considéré si elles altéraient entièrement les caractéristiques fondamentales de la membrane. Mais, dans le cas des échantillons examinés tout au moins, il n'en est rien.

Les divergences de cet ordre les plus considérables se sont

manifestées chez *Derbesia tenuissima* et *Codium tomentosum* : la callose y est moins facilement mise en évidence que respectivement chez *D. Lamourouxii* et *C. Bursa*. Elle ne s'y montre pas en grande quantité, mais elle y existe néanmoins. Il est à noter qu'elle est encore abondante dans les régions épaissies de la membrane et notamment au niveau des bourrelets qui jouent le rôle que nous savons dans les phénomènes de fractionnement. De plus, la membrane de ces algues ne cesse point d'être comparable à celle des espèces voisines par les autres caractères, qui sont l'abondance des composés pectiques et la présence de la cellulose en faible quantité. Nous pouvons donc toujours saisir les analogies qui se manifestent entre la nature de cette membrane et le type de constitution que nous avons considéré, vu sa fréquence plus grande, comme caractéristique du groupe, et la diminution de la proportion de callose ne nous apparaît que comme une variation telle qu'en peut manifester tout caractère morphologique, quel qu'il soit.

C'est cependant une indication que l'on doit retenir et qui nous montre que, *sans pouvoir être modifiée dans son allure générale, la constitution chimique de la membrane n'est pas un caractère absolument fixe pour des espèces même très voisines de Siphonales*. Il ne faudra donc pas, dans l'examen de la membrane d'un échantillon, se baser sur la présence ou l'absence d'un seul des constituants pour la rattacher à un type déterminé, mais sur la détermination de tous ses constituants fondamentaux.

2^o Envisageons maintenant les cas où, dans une famille donnée, la composition de la membrane présente des divergences qui vont jusqu'à en modifier les caractéristiques fondamentales, ainsi que nous l'avons vu pour *Dichotomosiphon*, *Pseudocodium* et *Pseudobryopsis*.

Remarquons tout d'abord que des différences de cet ordre ne se présentent plus à nous entre les différentes espèces d'un même genre, mais entre les différents genres d'une même famille, ce qui déjà diminue leur importance : puisque le groupement des genres en familles est chose sensiblement plus arbitraire et plus discutable que le groupement des espèces en genres.

a) *Dichotomosiphon*. — Le genre *Dichotomosiphon* a été depuis longtemps (KÜTZING, Tab. Phyc.) rapproché du genre *Vaucheria*, avec lequel il a même été confondu jusqu'à la publication, relativement récente, du mémoire de ERNST (4). Il s'en rapproche beaucoup, à première vue, par son mode de reproduction.

Mais il présente avec ce genre des différences considérables qui, entrevues déjà par WALZ et différents auteurs, ont été clairement mises en évidence par ERNST. Les principales sont :

1° Le mode de végétation dressée et autonome des thalles qui ne forment jamais de coussinets comme chez *Vaucheria*.

2° Leur ramification di ou polychotomique vraie, c'est-à-dire se manifestant à l'extrémité apicale même du filament et non latéralement à cette extrémité, ainsi que cela a lieu chez *Vaucheria*.

3° La présence de ces étranglements et épaississements de la membrane, si fréquents chez les *Codiacées* et absents chez *Vaucheria*.

4° L'accumulation, comme produit d'assimilation, d'amidon et non de substances huileuses, comme chez *Vaucheria*.

5° L'existence de mouvements protoplasmiques analogues à ceux que l'on rencontre chez *Derbesia*, *Udotea*, *Caulerpa* et qui ne se produisent point chez *Vaucheria*.

La plupart de ces caractères, qui éloignent le genre *Dichotomosiphon* du genre *Vaucheria*, le rapprochent au contraire, ainsi que le fait remarquer l'auteur, du groupe des *Udotées* et présentent de remarquables analogies avec les premiers stades d'évolution de *Flabellaria minima* Gepp (*Udotea minima* Ernst).

Or l'analyse de la membrane (v. Tab. I) nous a montré précisément qu'elle était très différente de celle de *Vaucheria* et possédait au contraire les mêmes caractéristiques que celle des *Udotées*. N'est-il pas intéressant de voir ce caractère corroborer les précédents et ne sommes-nous pas portés à voir dans ce fait, plutôt qu'une dérogation au principe que j'exprimais plus haut, un argument de nature à le confirmer?

On serait donc tenté, comme l'était ERNST, bien qu'il n'ait

émis cette opinion que sous réserves (1), de rattacher le genre *Dichotomosiphon* à la sous-famille des Udotées. Mais, d'un autre côté, les grandes analogies qui se manifestent entre

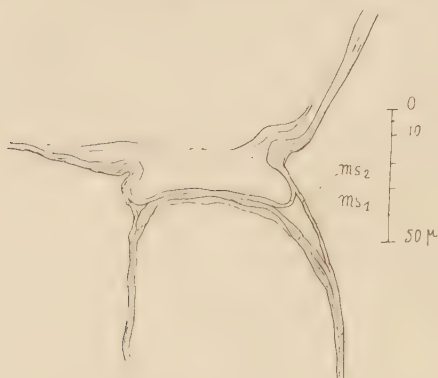


Fig. 47. — *Dichotomosiphon tuberosus*. — Structure double de la membrane à la base d'un oogone.

les organes reproducteurs et leur mode de formation (2) chez cette algue et chez les *Vaucheriacees* permettent difficilement de l'en écarter totalement. Je crois qu'il ne serait pas éloigné de la vérité de voir dans ce genre une forme de transition entre les deux groupes extrêmes considérés et de conclure, de l'examen de ces caractères, qu'il établit la liaison

des *Vaucheriacees* avec l'ensemble des autres *Siphonales* par l'intermédiaire des *Udotées*.

Cette manière de voir n'est pas conforme à celle de WILLE (v. T. II) ; mais, à la vérité, c'est en vain que l'on chercherait entre les *Derbesiacees* et les *Vaucheriacees* un seul caractère les rapprochant autant que ceux que nous avons énumérés plus haut rapprochent d'une part *Vaucheria* de *Dichotomosiphon* et, d'autre part, ce dernier genre des *Udotées*.

b) *Pseudocodium*. — La présence, chez cette algue, connue seulement à l'état végétatif, d'une zone corticale de filaments renflés assez analogue à celle qui caractérise les *Codium*, explique que l'on soit tout d'abord porté à la rapprocher de ce dernier genre. Nous avons vu cependant (v. Tab. I.) que la composition de sa membrane rappelait plutôt celle des *Udotées*.

(1) Se reporter à la classification des *Siphonales* dont cet auteur fait suivre la II^e partie des *Siphonocén-studien* et dans laquelle le genre *Dichotomosiphon* est rangé parmi les *Udotées*, mais avec un point d'interrogation.

(2) L'examen de la membrane limitant les organes sur deux échantillons provenant de l'herbier du Muséum m'a permis de mettre en évidence leur double formation (fig. 47), sans que j'aie jamais pu déceler la moindre trace de gélification de la membrane primitive à ce niveau. Le fractionnement des protoplasmes s'effectue donc ici d'une façon qui rappelle celle que nous avons étudiée chez *Vaucheria*.

Or Mme WEBER VAN BOSSE (4), en décrivant le nouveau genre, a eu soin d'attirer l'attention sur le fait que *Pseudocodium* rappelle plutôt, par sa croissance *apicale* et la structure de sa zone médullaire, les Udotées que les Codiées. Elle ajoute expressément (*l. c.*, p. 209) : « Des coupes pratiquées dans la fronde..... et indiquèrent clairement que *Pseudocodium* est, en fait, beaucoup plus étroitement apparenté à *Halimeda* qu'à *Codium* quoique l'incrustation calcaire et les articulations en forme de coins, caractères qui distinguent tous deux le genre *Halimeda* des autres Codiacées, manquent ici. »

Voici donc, encore une fois, les analogies et les différences de nature chimique de la membrane doublées d'analogies et de différences de nature anatomique d'un autre ordre. On pourrait en conclure que nous sommes également, ici, en présence d'un cas de transition et que les Codiacées se rattachent aux Udotées par l'intermédiaire de *Pseudocodium*. Mais cette hypothèse nécessiterait qu'on admit que les éléments corticaux, d'abord soudés (*Pseudocodium*), sont ensuite redevenus libres (*Codium*) et, de plus, que les épaississements annulaires, fréquents chez les Udotées, aient disparu pour ensuite réapparaître.

Il me paraît plus simple et plus conforme à la réalité de considérer *Pseudocodium* comme une Udotée vraie, n'ayant d'autres rapports avec *Codium* qu'une certaine analogie dans la disposition de ses éléments corticaux, étant donné surtout que cette analogie est encore plus nette avec les éléments corticaux soudés, eux aussi, que l'on rencontre chez *Halimeda*.

c) *Pseudobryopsis*. — Nous avons vu que, dans ce genre encore, la membrane était par sa nature plus voisine de celles des Udotées que de celle de *Bryopsis*. Je n'ai trouvé ici, dans la littérature, aucune observation qui vint confirmer cette donnée, et l'on doit reconnaître que les autres caractères du genre le rapprochent certainement beaucoup de *Bryopsis*.

Cependant, nous avons pu remarquer que le fractionnement des organes végétatifs n'y revêtait point, comme chez cette dernière Siphonale, le caractère de l'avortement d'un sporange, mais était le résultat de l'épaississement normal et continu de la membrane à la base du rameau. C'est là un fait qui mettrait *Pseudobryopsis* à mi-chemin des Udotées et de *Bryopsis*;

surtout si l'on songe à la théorie, admise aujourd'hui par un grand nombre de botanistes, d'après laquelle les Siphonales seraient des Siphonocladiales ayant perdu progressivement la faculté de se cloisonner.

Mais ce n'est pas ici le lieu de solutionner cette question, et le fait ne saurait avoir pour nous que la valeur d'une indication.

Conclusions. — En résumé, et sauf dans le cas de *Pseudobryopsis myura*, nous avons toujours pu constater une liaison entre la composition chimique de la membrane et les autres affinités systématiques chez les Siphonales.

Ce caractère est donc de nature à venir en aide au botaniste classificateur, à la double condition toutefois que l'analyse de la membrane porte, ainsi que nous l'avons déjà dit, sur l'ensemble de ses constituants et que ses résultats ne soient pas utilisés indépendamment des autres données que fournit l'étude anatomique et physiologique des algues considérées.

En ce qui concerne plus particulièrement les échantillons que j'ai eu l'occasion d'examiner, cette méthode m'a conduit à penser :

1° Qu'il existait entre les Bryopsidacées, les Derbesiacées et les Codiées une parenté plus étroite qu'avec aucune autre famille de Siphonales.

2° Que le genre *Dichotomosiphon* établissait une liaison entre les *Vaucheria* et les *Udotées*.

3° Que le genre *Pseudocodium* devait être considéré comme plus voisin des *Udotées* que des *Codiées*.

4° Enfin, que le genre *Pseudobryopsis* marquait peut-être un terme de passage entre les *Udotées* et le genre *Bryopsis*.

Ce sont les conclusions que j'ai essayé de rendre sous une forme schématique dans le tableau III (v. p. 259) ; en me bornant à y noter les rapports que l'on peut relever entre les genres actuels de Siphonales, probablement très évolués dans des directions très différentes, et sans chercher à établir aucune filiation phylogénétique.

Il serait bien tentant cependant, étant données les relations qui se manifestent entre tous ces genres et les *Udotées*, de chercher à la base de ce groupe l'origine commune des Siphonales.

Mais il serait prématuré de donner une telle conclusion sans avoir fait au préalable une étude détaillée de *toutes* les espèces

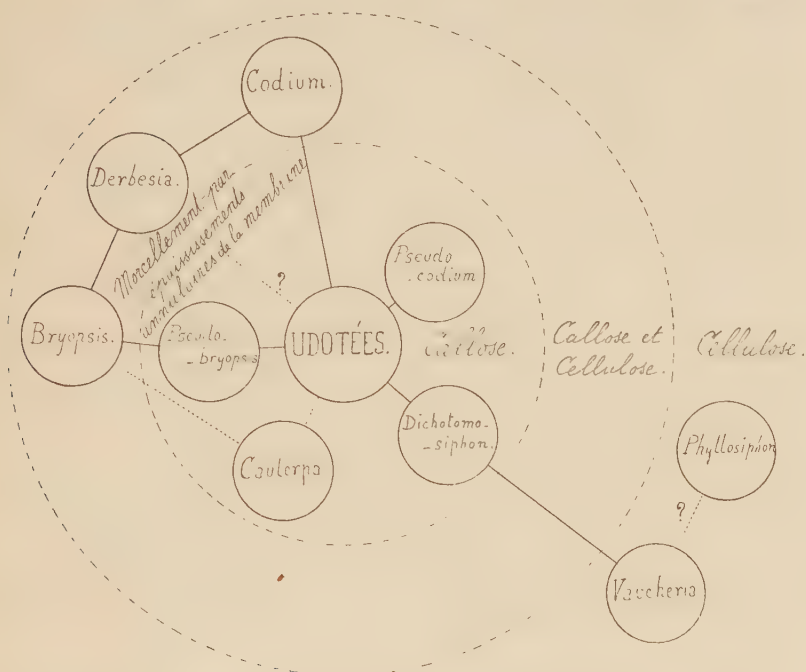


TABLEAU III. — Rapports entre les principaux genres *actuels* de Siphonales, en tenant compte de la composition chimique de la membrane et des phénomènes de morcellement du thalle.

intéressées, et je laisserai, sur cette question comme sur celle de la parenté entre Siphonales et Siphonocladiales, le soin de se prononcer à des voix plus autorisées que la mienne.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les conclusions qui se dégagent de ces différentes séries de recherches ont été exprimées en détail à la suite de l'exposé de chacune d'elles (v. p. 174, 190, 248 et 258). On me permettra de rappeler ici, en les résumant, les principaux résultats obtenus :

I. En ce qui concerne la composition chimique de la membrane :

On peut distinguer dans le groupe des Siphonales trois types de membranes différents :

1^o Membrane formée principalement de *callose intimement associée aux composés pectiques, sans trace appréciable de cellulose* (Ex. *Caulerpa*).

2^o Membrane formée principalement de *callose associée aux composés pectiques, mais avec présence de la cellulose en très faible proportion* (Ex. *Bryopsis*).

3^o Membrane formée de *cellulose associée aux composés pectiques avec absence de la callose* (Ex. *Vaucheria*).

II. En ce qui concerne le morcellement du contenu protoplasmique :

1^o Le phénomène respecte le plus souvent la structure continue qui est la caractéristique du groupe et aboutit au *fractionnement* de l'algue en plusieurs individus nouveaux ; mais il peut, dans certains cas, se rapprocher, au point de vue physiologique, d'un véritable *cloisonnement* (*Codium*).

2^o Au point de vue anatomique, il nous apparaît toujours comme très différent du cloisonnement, tel qu'il a été décrit chez les Végétaux à cellules uni ou pluri-nucléées, et les formations membraneuses qui en résultent peuvent, dans une certaine mesure, s'interpréter comme des productions *cicatricielles*.

3^o Il s'accompagne le plus souvent, dans les groupes de Siphonales où la callose figure comme substance fondamentale de la membrane, d'un *épaississement ou d'une gélification de la membrane primitive de la plante mère* ; cet épaississement ou cette gélification manquent dans les algues à membrane purement celluloso-pectique.

4^o Enfin j'ai déjà attiré l'attention sur les remarquables analogies que présente le mécanisme de ce morcellement dans les genres *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*.

III. Au point de vue systématique :

La composition chimique de la membrane, bien que susceptible de variations légères, n'en demeure pas moins comparable dans son ensemble, pour des espèces voisines : ce caractère peut donc être pris en considération et rendre des services dans l'étude de la classification du groupe. (Se reporter aux conclusions du chapitre précédent.)

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS CITÉS (1).

- AGARDH (J.-G.). — *Algae maris Medit. et Adriatici*. Paris, 1842.
- ARCANGELI. — *Su alcune alge del gruppo della Celoblastee*. Nuov. Giorn. bot. ital., VI, 1874.
- BERTHOLD. — [1] *Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen*. Mitteil. aus. d. zoolog. Station z. Neapel. Bd. II, Heft. 1, 1880. — [2] *V. Siphonales dans Oltmanns. Morph. u. Biol. d. Algen*. — [3] *Studien über Protoplasma-mechanik*. Leipzig, 1886.
- BLACKMANN (F.). — *The primitive algae and the Flagellata*. An account of modern work bearing on the evolution of the algae. Ann. of Bot., vol. XIV, n° 56, 1900.
- BLACKMANN et TANSLEY. — *A revision of the classification of the green algae*. Londres, 1903.
- CORRENS (C.). — *Über die membran von Caulerpa*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XII, Heft. 10, 1894.
- GRAMER (C.). — *Über das Verhalten des Kupferoxyd-ammoniaks, etc.* Vierteljahrsschrift. d. Naturf. Ges. in Zürich, 3, 1858.
- CZAPECK (F.). — [1] *Über die sogenannten Ligninreaction der Holzer*. Hoppe Seyler. Z. f. Ph. Ch., t. XXVIII, 1899. — [2] *Actes du Congrès intern. de Bot.*, 1900, p. 14. *Sur quelques substances aromatiques, etc.*
- DAVIS (B.-M.). — [1] *Oogenesis in Vaucheria*. Bot. gaz., 38, 1904. — [2] *Spore formation in Derbesia*, Ann. of Bot., vol. XXII, 1908.
- DE BARY (A.). — *Über der geschlechtlichen Zeugungsprozess bei den Algen*. Ber. üb. d. Verhandl. d. Ges. z. Beförd. d. Naturwiss. z. Freiburg, 2, p. 245, 1856.
- DERBÈS et SOLIER. — *Mémoire sur quelques points de la physiologie des algues* (Suppl. C. R., Paris, 1856).
- DE TONI (J.-B.). — *Sylloge algarum*. Vol. I, Padoue, 1889.
- DEVAUX. — *Sur les réactifs colorants des substances pectiques et fixation des métaux par les parois cellulaires*. Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1901 (3 notes : févr., mars, avril).
- ERNST (A.). — [1] *Siphoneen Studien*, 1, Beihefte. z. Bot. Centr., XIII, p. 145, 1902. — [2] *Id.* II, *Id.* XVI, p. 199, 1904. — [3] *Id.* III, *Id.* XVI, p. 367, 1904.
- FAMINCYN (A.). [1] — *Note sur les Bryopsis de la côte de Monaco*. Bull. Inst. ocean, n° 200, 10 mars 1911. — [2] *Beitrage z. Kenntn. v. Bryopsis muscosa Lam.* Ber. deutsch. bot. Ges. XXX, p. 431, 1912.
- FARLOW (W.-J.). — *Marine algae of New England and adjacent coast*. Washington, 1881 (reprinted from report of U. S. fish. commission, f. 4879).

(1) Je n'ai fait figurer ici que les ouvrages directement cités. En ce qui concerne plus particulièrement la chimie de la membrane, on trouvera une bibliographie très complète, en même temps qu'une mise au point de la question, dans l'ouvrage de M. L. GAUCHER, *Étude générale de la membrane cellulaire chez les Végétaux*, Paris, Klincksieck, 1904. Voir aussi: H. EULER, *Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie*. Braunschweig, Vieweg u. Sohn, 1908.

- FRÉMY et URBAIN. — Études chimiques sur le squelette des végétaux. *J. de Ph. et Ch.*, t. V, 1882.
- FREUND (H.). — *Ub. Gametenbildung bei Bryopsis*. Beih. z. Bot. Centr., Bd. XXI, Abth. I, 1907.
- GEPP (A. et E.-S.). — *The Codiaceae of the Siboga Expedition, including a monograph of Flabellariae and Udoteae*. Uitk. op. zool. bot. oceanogr. en geol. gebied der Siboga Exped. Monogr. LXIII. Leyde, 1911.
- GIBSON et AULD. — *Codium*. Mem. on typ. British marine plants and animals. Marine Biol. Committee. Mem. IV. Liverpool, 1900.
- GILSON (E.). — [1] *La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cell. végét.* La Cellule, t. IX, 2^e f. 1893. — [2] *Recherches chimiques sur la membrane cell. des Champignons*. *Ibid.*, t. XI, 1^{re} f. 1894.
- GREVILLE (R.-K.). — *Algae Britannicae*. Edimbourg, 1830.
- HABERLANDT. — Über Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena, 1887.
- HANSTEIN (J.-J.). — *Reproduktion und Reduction der Vaucheriazellen*. Bot. Abhandl. aus. d. Gebiet der Morph. und. Phys. herausgegeben v. J. von Hanstein, Bd. IV, Heft. 2. Bonn, 1880.
- HARVEY. — *Nereis*. *Bor. Amer.*, III, 1857.
- HEGLER (R.). — *Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle*. Pringsh. Jahrb. Bd. XXXVI, 1891.
- HEIDINGER (W.). — *Entwicklung d. Sexualorgane bei Vaucheria*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXVI, Festschrift. Berlin, 1907.
- HOFMEISTER. — Die Rohfaser und die Formen der Cellulose. Landw. Jahrb. Bd. XVII, 1888.
- HOWE (MARSHALL A.). — [1] *Phycological studies*. I. Contrib. from New-York Bot. Garden, n^o 67, 1905. — [2] *Id. II*, *Ibid.*, n^o 72, 1905. — [3] *Id. III*, *Ibid.*, n^o 101, 1907. — [4] *Id. IV*, *Ibid.*, n^o 120, 1909. — [5] *Id. V*, *Ibid.*, n^o 120, 1909.
- ILIKEVIC (C.). — *Recherches microchimiques sur les membranes cellulaires des Champignons*. Bull. Acad. Imp. Sc. St-Petersbourg, n^o 7, 1908.
- JANSE (J.-M.). — [1] *Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera*. Pringsh. Jahrb. 1890, 21, p. 263. — [2] *Polarität u. Organbildung bei C. prolif.* Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, Leipzig, 1906.
- KJELLMANN (F.-R.). — *Derbesia marina från Norges nordkust*. Bihang. t. k. Sv. Vet. Akad. Handlingar. Bd. XXIII, afd. III, n^o 5. Stockholm, 1897.
- KLEBS. — [1] *Beiträge z. Phys. d. Pflanzenzelle*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. V, 1887. — [2] *Über die Org. der Gallerte bei einigen Algen u. Flagellaten*. Tüb. Unters. t. II, 1886. — [3] *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*. Jena, 1896.
- KLEMM (P.). — [1] *Über Caulerpa prolifera*. Flora, 77, p. 460, 1893. — [2] *Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen*. Flora, Bd. LXXXVIII, 1894.
- KOHL (F.-G.). — *Über die Org. und. Phys. der Cyanophyceenzelle*, etc. Jena. Fischer, 1903.
- KÜSTER. — [1] *Zur Anatomie und Biologie d. adriatischen Codiaceen*, Flora, 1898. — [2] *Über Derbesia u. Bryopsis*. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. XVII, 1899. — [3] *Über Vernarbungs und Proliferationserscheinungen bei Meeresalgen*. Flora, Bd. LXXXVI, p. 143, 1899.
- KÜTZING. — [1] *Über die « Polypiers calcifères » des Lamouroux*. Nordhausen, 1841. — [2] *Phycologia generalis*, 1843.
- LAMOUREUX. — *Mémoire sur les Caulerpes, nouveau genre de la famille des algues marines*, etc., lu le 19 avril à la première classe de l'Inst. de Fr. Journal de Bot., 1809.
- MANGIN (L.). — [1] *Sur les réactifs iodés de la cellulose*. Bull. Soc. Bot. Fr.,

- t. XXXV, 1888. — [2] *Sur la constitution de la membrane des végétaux*. C. R. CVII, 1888. — [3] *Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux*. C. R., CLX, 1889. — [4] *Sur la substance intercellulaire*. C. R., févr. 1890. — [5] *Sur la callose, nouvelle subst. fondam. de la membrane*. C. R., CX, 1890. — [6] *Réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane*. C. R., CXI, 1890. — [7] *Observations sur la membrane cellulosique*. C. R., 1891. — [8] *Recherches anat. sur la distrib. des composés pectiques chez les Végétaux*. Journal de Bot., 1891, 92, 93. Extrait, 1893. — [9] *Recherches anatomiques sur les Péronosporées*. Bull. Soc. Hist. Nat. Autun., t. VIII, 1893. — [10] *Sur l'emploi du rouge de Ruthénium en anatomie végétale*. C. R., 1893. — [11] *Sur un nouveau réactif de la cellulose*. C. R. Soc. Biol., t. IV, p. 419, 1897. — [12] *Observations sur la membrane des Mucorinées*, Extr. Journ. de Bot., t. XIII, 1899. — [13] *Observations sur les Diatomées*, Ann. sc. nat. Bot., 9^e s, t. VIII, 1908. — [14] *Nouvelles obs. sur la callose*. C. R., CLI, 1910.
- MANGIN (L.) et VIALA (P.). — [1] *La phytiriose de la vigne*. Revue de Viticulture, t. XIX et XX, 1903. — [2] *Nouvelles recherches sur la phytiriose de la vigne*. *Ibid.*, 1904.
- MONTAGNE. — [1] *Centuries de plantes cellulaires exotiques*. Ann. sc. nat., 1842, p. 263. — [2] *Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie de l'Astrolabe et de la Zélée*. Paris, 1845.
- MÜLLER (K.). — *Die chemische Zusammensetzung der Zellmembranen bei verschiedenen Kryptogamen*. Zeitschr. f. phys. Chem., 1905, XLV.
- NÆGELI (C.). — [1] *Caulerpa prolifera*. Zeitschr. f. wiss. Bot. v. Schleiden u. Nægeli, I, p. 134, 1844. — [2] *Die neuern Algensysteme*. Zurich, 1847.
- NOLL (Fr.). — [1] *Experimentelle Unters. über das Wachstum der Zellmembran*. Abhandl. d. Senckenb. Natürl. Ges. Bd. XV, 1887. — [2] *Über die Funktion der Zellstoff-fasern in der Caul. prolif. Arb. d. bot. Inst. Würzburg*, III, 1888, p. 459.
- OLTMANN (F.). — [1] *Über d. Entwicklung d. Sexualorgane bei Vaucheria*. Flora, Bd. LXXXIII. Marburg, 1897. — [2] *Morphologie und Biologie der Algen*. Jena, Fischer, 1904-05.
- PALLA. — *Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten*. Flora, 1890.
- PETIT. — *Réactifs colorant la cellulose avant le bois*. Act. Soc. Linn. Bordeaux, 1896.
- PRINGSHEIM (N.). — [1] *Über die Befruchtung u. Keimung d. Algen*. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1855. — [2] *Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung Bryopsis*. *Ibid.* Bd. I, 1871.
- REINKE (J.). — *Über Caulerpa*. Wiss. Meeresunters. herausg. von d. Komm. z. Unt. d. d. M. in Kiel, etc, Kiel, 1899.
- SAUVAGEAU. — *Note sur l'Ectocarpus (Pilayella) fulvescens*. J. Bot., t. X, 1896.
- SCHAARSCHMIDT. — *Zur Reduktion des Thallus und die Sporenbildung bei Vaucheria*. Bot. Jahresh., 10, 1, p. 314, 1884.
- SCHACHT. — *Lehrbuch d. Anat. u. Phys., d. Gewächse*, 1836.
- SCHLEIDEN (J.). — *Über das Amyloid, eine neue Pflanzensubstanz*. Beitr. z. Bot. 1844.
- SCHOLL (E.). — *Sitzungsb. k. Akad. Wiss. Wien.*, mai 1908.
- SCHULZE (E.). — *Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen*. Zeitschr. f. phys. Chemie. I, Bd. XIV, 1890. II, Bd. XVI, 1892. III, Bd. XIX, 1894.
- SCHULZE et CASTRO. — *Ibid.* Bd. XXXVII et XXXIX.
- SOLMS-LAUBACH. — *Über Vaucheria dichotoma*. Bot. Zeit., 1867.
- SONDER (W.). — *Die Algen des tropischen Australiens*, 1871.
- STAHL. — *Über die Ruhezustände der V. geminata*. Bot. Zeit., 37, 1879.
- STRASBURGER. — [1] *Zellbildung und Zelltheilung*. Dritte Aufl. Jena, 1880. —

- [2] *Über Plasmaverbindungen pflanzenlicher Zellen.* Jahrb. f. w. Bot. XXXVI, 1904.
- THURET (G.). — [1] *Recherches sur les organes locomoteurs des spores des algues.* Ann. sc. nat. Bot., série 2, 19, 1843. — [2] *Recherches sur les zoospores des algues.* Ann. sc. nat. Bot., série 3, 14, 1850.
- TOWNSEND (Ch.). — *Der Einfluss des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut.* Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX, 1897.
- TRENTEPOHL. — *Beobachtungen über die Fortpflanzung der Ectospermen des Herrn Vaucher, etc.* Roth's botanische Bemerk. und Berichtig. Leipzig, 1807.
- TSVETT. — *Note sur un nouveau réactif colorant de la callose.* C. R. CLIII, 1911.
- UNGER. — [1] *Die Metamorphose der Ectosperma clavata Vauch.* Acten d. Acad. d. Naturforscher. Wien. Vol. III, 1827. — [2] *Die Pflanze im Momente der Thierwerdung,* Vienne, 1843.
- VAUCHER. — *Histoire des Conferves d'eau douce.* Genève, 1803.
- VAN TIEGHEM. — *Nouvelles recherches sur les Mucorinées.* Ann. sc. nat. Bot., série 6, t. I, 1875.
- VAN WISSELINGH. — *Microchemische Unters. über die Zellwände der Fungi.* Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. t. XXXI, 1898.
- WALZ (J.). — *Beitrag zur Morphol. d. Gattung Vaucheria.* Jahrb. f. wiss. Bot. VII, 1858.
- WAKKER (J.-H.). — *Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern v. Caul. prolif.* Med. d. k. Akad. van Wetens. Amsterdam, 1886.
- WEBER VAN BOSSE (A.). — [1] *On a new genus of Siphonean algae : Pseudocodium.* Journ. Linn. Soc. Bot., vol. XXXII, 1895. — [2] *Monographie des Caulerpes.* Ann. Buitenzorg, 15, 1898.
- WESTER (D.-H.). — *Archiv. d. Pharmacie,* t. CCXLVIII, 1909.
- WILLE (N.). — *Chlorophyceae* in Engler and Prantl Nat. Pfl. Fam. I, Th. 1890 et Supplément, 1911.
- WORONIN (M.). — [1] *Recherches sur les algues marines Acetabularia Lamx. et Espera Dcsne.* Ann. sc. nat. Bot., série 4, t. XVI, 1862. — [2] *Beiträge z. Kenntniss d. Vaucherien.* Bot. Zeitg., 1869.
- WRIGHT. — *Winter state of Bryopsis plumosa,* Quart. Journ. of. micr. soc., 19, p. 121, 1879.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

MINÉRALOGIE. — Gîtes plombifères.

ZOOLOGIE. — Organisation et développement des Branchiopodes.

Vu et approuvé : Paris, le 30 Octobre 1913.

Le Doyen de la Faculté des Sciences.

P. APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

